

**TARTU ÜLIKOOL
EESTI MEREINSTITUUT JA
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
LOODUSRESSURSSIDE ÕPPETOOL**

Anna Amelkina

**KALADE VARAJASTE ELUSTAADIUMITE KASVUKIIRUSED JA
SUREMUS NING SEDA MÕJUTAVAD TEGURID**

Magistritöö

Juhendaja: PhD Timo Arula

TARTU 2015

SISUKORD

Sissejuhatus	3
1. Kirjanduse ülevaade	5
1.1. Kalavastsete kasv ja suremus ning seda mõjutavad tegurid	5
1.2. Kalavastsete erinevad elustrateegiad	9
1.3. Mudila ökoloogia	10
1.4. Räime ökoloogia	11
2. Materjal ja metoodika	13
2.1. Uurimispiirkonna iseloomustus	13
2.2. Proovide kogumine ja analüüs	14
2.3. Andmetöötlus	15
3. Tulemused	18
3.1. Keskkonnaparametrid ja zooplankton Pärnu lahes	18
3.2. Räimevastsete kasvukiirus ja suremus	22
3.3. Mudilavastsete kasvukiirus ja suremus	24
3.4. Räimevastsete suremus sõltuvalt kasvukiirusest	25
3.5. Räimevastsete kasv ja suremus sõltuvalt keskkonnast	25
4. Arutelu	27
Kokkuvõte	32
Summary	33
Tänuavaldused	35
Kasutatud kirjandus	36
Lisa 1. Räimevastsete kohortide väljajoonistamine vastsete pikkus-sagedus andmete järgi mõõtmisjaamades Pärnu lahes juunis 2011.	44
Lisa 2. Mudilavastsete kohortide väljajoonistamine vastsete pikkus-sagedus andmete järgi mõõtmisjaamades Pärnu lahes juunis 2011.	45
Lisa 3. Koondtabel räime- ja heeringavastsete kasvukiirustega erinevatest kirjandusallikatest.	46

SISSEJUHATUS

Kalade varajaste elustaadiumite uuringud on olnud kalandusuuringute fookuses juba enam kui sada aastat, omades keskset tähtsust kalapopulatsioonide ökoloogia ja dünaamika mõistmisel (Llopiz jt. 2014). Varajane ontogenees on kalade elus kriitiliseim periood, kus enamus neist hukkub (Hjort 1914; Cushing 1975). Suure suremuse peamine põhjus on nälgimine ja hukkumine kiskluse läbi, mis omakorda on mõjutatud nii bioloogiliste (nt saagi arvukus) kui ka eluta keskkonna tegurite poolt nagu vee läbipaistvus, temperatuur ja soolsus (Somarakis jt. 2002; Genner jt. 2010). Boreaalses parasvöötmes on eluta keskkonna tegurid talvel ja kevadel aastate vahel väga varieeruvad ning see mõjutab poolsuletud ja madalates merelahtedes oluliselt kevadise produktsiooni ajastust ja intensiivsust erinevatel toiduahela lülidel meres (Arula jt. 2014). Kuivõrd kalade kudemine ja zooplanktoni produktsioon on mõjutatud erinevate mehhanismide läbi kliima varieeruvusest, võib eeldada, et kalavastsed üleminekul endogeenselt eksogeensele toitumisele ei koge sarnast saaklooma arvukust igal aastal, mis kokkuvõttes kujundab ka kalavastsete arvukuse (nt. Bochdansky jt. 2008).

Kalavastsete kasvukiirus ja suremus on seega mõjutatud kliimast mitmel viisil (O'Connor jt. 2009; Pörtner ja Peck 2010; Hollowed jt. 2013). Ühelt poolt määrab kliima kalade kudemisaja ja kooruvate kalavastsete ajalis-ruumilise kokkusattumise sobivas suuruses saakloomadega (Litvak ja Leggett 1992). Lisaks sellele on üha rohkem muutuvates kliimaoludes tähelepanu pööratud kalavastsete vahetus elukeskkonnas valitsevatele veetemperatuuri tingimustele, mis mõjutavad otseselt nende ainevahetuse intensiivsust ja energiatarvet (Peck jt. 2012). Mitmete autorite (Houde 1997; Hakala jt. 2003; Folkvord jt. 2009) uuringutest selgub, et varieeruvus keskmises päevases kasvus kalavastsetel on seletatav veetemperatuuriga. Kõrgem veetemperatuur aktiveerib kaladel ensümaatilised protsessid, mis tähendab, et soodsates toitumistingimustes suureneb nende kasvukiirus ja lüheneb vastestaadiumi kestvus, kus nende ellujäämist mõjutab hukkumine kiskluse tõttu (Pörtner ja Knust 2007; Neuheimer jt. 2011). Seega võiksime oodata väiksemat suremust kõrgematel veetemperatuuridel, kuna kalavastne kasvab kiiremini ja hukkumise tõenäosus kiskluse või nälgimise läbi (kui toitu on piisavalt) väheneb.

Madal ja tuultele suhteliselt varjatud Pärnu laht on ajalooliselt olnud oluliseks kalade kudemis- ja noorjärede turgutusalaks, mis pakub soodsaid elupaiku arvuka järelkasvu formeerumiseks (Ojaveer 2003; Ojaveer jt. 2011) nii tööndus- (nt. räim, meritint, ahvenlased)

kui ka mittetöõnduskaladele (nt. *Pomatoschistus* spp. ja väike tobias). Käesolev töö uurib ihtüoplanktonis arvukaimalt esinevate kalaliikide: räime (*Clupea harengus membras* L.) ja mudila (*Pomatoschistus* spp.) vastsete kasvukiirust ja suremust alates koorumisest, riimveelises merekeskkonnas igapäevaselt kogutud välitöödel baseeruva materjali põhjal. Antud töö eesmärgid võib jagada kaheks: i) peamiseks eesmärgiks oli esmakordselt selgitada millised on Pärnu lahes räimele ja mudilale omased kasvukiiruse ja suremuse väärtused varajases vastsestaadiumis, baseerudes igapäevaselt kogutud välitööde andmestikule 2011. aasta juunis, ning ii) siduda leitud väärtused eluta keskkonna ja kalavastsete saaklooma arvukuse dünaamikaga. Olulisel kohal töö tulemuste tõlgendamisel oli sealjuures mõõdetud kõrgem veetemperatuur, mis hälbis erakordselt pikaajalisest keskmisest antud töös.

Täpsemalt käesoleva töö hüpoteesideks uuringus olid:

1. H_0 hüpotees (kasvukohortide identifitseerimine): madalas poolsuletud rannikumeres on tuulevaiksetes oludes räime- ja mudilavastsete kasvukohortidelt võimalik määrata liikide kasvukiirused ja suremused varajases arengustaadiumis;
2. H_0 hüpotees (vee temperatuur): vaadeldud kõrge veetemperatuur vähendab kalavastsete kasvukiirust ja suurendab suremust;
3. H_0 hüpotees (sobiva suurusega saaklooma arvukus): madalas rannikupiirkonnas kalavastsete kasvukiirus ja suremus on positiivselt mõjutatud saaklooma arvukusest;
4. H_0 hüpotees (kalavastsete arvukus): kalavastsete kasvukiirus ja suremus on tihedusest sõltuvad.

1. KIRJANDUSE ÜLEVAADE

1.1. Kalavastsete kasv ja suremus ning seda mõjutavad tegurid

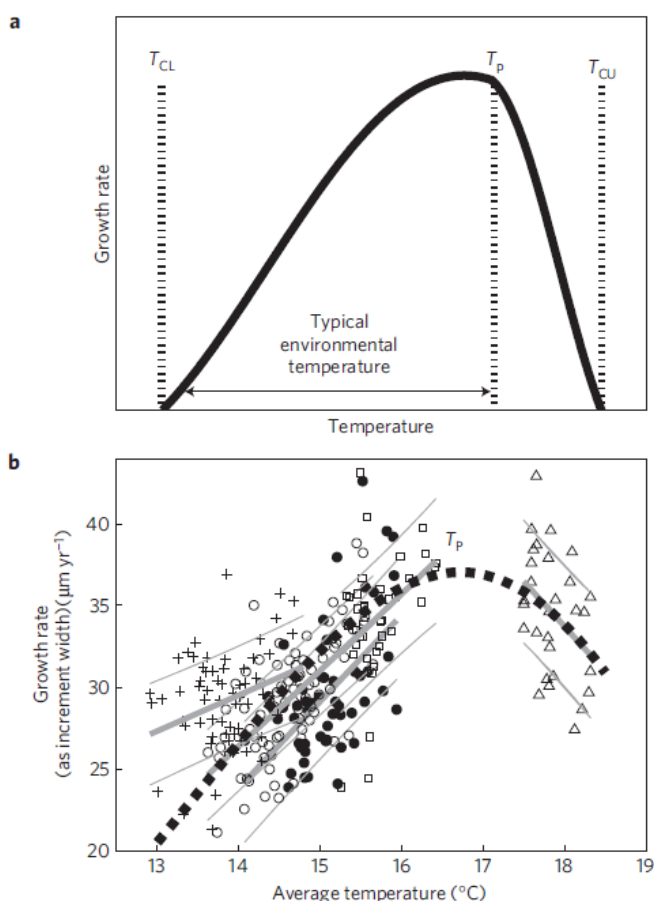
Enamus merekaladest areneb moondega, mis tähendab, et pärast marjaterast koorumist triivivad nad passiivselt koos veemassidega (Rannak 1988). Seega, peetakse vastsestaadiumit kaladel tundlikuimaks elustaadiumiks, mille vältel hukkub suur osa potentsiaalsest järglaskonnast (Leggett ja DeBlois 1994). Keskkonnatingimused kalade kudealadel ja –ajal, kalavastsete kiire kasv ning neile sobivad elutingimused on määravad tekkiva kalapõlvkonna suuruse realiseerumisel (Ojaveer 1988; Raid 1986; Brander jt. 2001). Kalavastsete ja neile sobivate toiduobjektide ajalis-ruumilise leviku kattumine ja saakloomade arvukus määrab kala põlvkonna arvukuse. Kui tingimused on sobivad, on kalavastsete kasv kiirem ning nende looduslik suremus väiksem (Meekan ja Fortier 1996). Vastupidiselt halvad toitumistingimused vastseeas ja sellest tulenevalt suur looduslik suremus, on vähearvuka täiendi tekke üheks oluliseks põhjuseks (Blaxter ja Hempel 1963).

Kasvukiirus kalade vastsestaadiumis sõltub tervest hulgast looduslikest teguritest, mis ühtlasi määravad kui kaua kestab see tundlikuim eluetapp ja seeläbi ka aja, mil vastsed on haavatavamad suremust suurendavatele teguritele nagu ebasobiv temperatuur, toidu kättesaadavus ja kisklus (Dragesund ja Nakken 1971; Busch jt. 1996). Seepärast on oluline teada, milline on kasv kalavastsete pelaagilisel eluetapil ja millised on mehhanismid, mis määravad kasvukiiruse. Seda arvamust toetavad tõendid näitavad, et paljudel liikidel on vastsete ellujäämine seotud individuaalse kasvuga ning põlvkonna tugevus sõltub vastsete kasvu stimuleerivatest teguritest (Oshima jt. 2010).

Üheks olulisimaks kasvukiirust mõjutavaks teguriks peetakse temperatuuri (Rannak 1953). Temperatuuri mõju varieerub läbi terve kala ontogeneetilise arengu, kuid on kõige määravam vastsestaadiumites (Baras jt. 2011). Sealjuures omab temperatuur vastse arengule nii otsest kui kaudset mõju. Otsene mõju võib avalduda näiteks metaboolsetele protsessidele ja individuaalsele arengukiirusele (Brett 1979; Jobling 1997), samas kui kaudselt mõjutab see nende saakloomade arvukust (Folkvord jt. 2009) ja kiskjate leviku mustrit ning käitumist (Litvak ja Leggett 1992; Scharf jt. 2002).

Kalavastsete ökofüsioloogilised uuringud on näidanud, et veetemperatuuri positiivne mõju muutub teatud väärtusest alates negatiivseks ning pärsib kalavastsete kasvukiirust (Neuheimer jt. 2011). Enamusel kalaliikidel veetemperatuur dikteerib reageerimiskiirust, kasvukiirust ja

metaboolsete protsesside intensiivust (Fry 1971). Enamusel liikidel optimaalses temperatuuri vahemikus (nn. temperatuuri aknas) mõningane temperatuuri tõus soodustab kasvukiirust, kuna selle tulemusena aktiveeruvad ensümaatilised protsessid, mille tulemusena on kala aktiivsem. Sealjuures laboratoorsete katsete tulemusena on teada, et temperatuur võib kasvada punktini, millest alates see pärsib kalavastsete kasvu (joonis 1), kuna nende südametöö ei suuda sammu pidada metaboolsete ootustega (Pörtner ja Knust 2007; Wang ja Overgaard 2007). Murdepunkti nimetatakse Pejus'e temperatuuriks (T_p), ehk siis ülemist temperatuuri lävendit, millest alates temperatuuri kasv mõjutab negatiivselt kalavastsete kasvukiirust. Edasine temperatuuri tõus (ülemine kriitiline piir temperatuuris, T_{CU}) viib kala kasvu pidurdumiseni, anaeroobsele respiratsioonile, proteiini denaturatsioonile ning jäädavale ensümaatiliste protsesside inaktiveerumisele, kuniks lõpeb isendi surmaga (Wang ja Overgaard 2007).



Joonis 1. Teoreetiline (a) ja mõõdetud (b) veetemperatuuri efekt kalade kasvule (Neuheimer jt. 2011). Joonis (a): y-telg – kasvukiirus ja x-telg – temperatuur. Joonis (b) y-telg – kasvukiirus (mõõdetuna kuulmekivi kasvudelt) ja x-telg – keskmine temperatuur.

Lisaks temperatuurile mõjutavad kalade varajasi elustaadiume mitmed erinevad tegurid. Näiteks vastsete kasvu mõjutab vee hapnikusisaldus. Madal hapnikutase mõjutab vastsete välistoidule ülemineku aega ja ka naha kaudu toimuvat ainevahetust (Brownell 1980). Engström-Öst ja Isaksson (2006) leidsid, et madal hapnikutase tekitab haugi (*Esox lucius*) vastsetes stressi ja seeläbi mõjutab nende toitumist negatiivselt, mis omakorda mõjutab vastsete kasvu. Need muudatused vastsete käitumises mõjutavad suremust, kuna halva toitumise tingimustes muutuvad vastsed nõrgaks ja on lihtsaks saagiks röövkaladele (Engström-Öst ja Isaksson 2006). Merekaladel nagu tursk on järelkasv mõjutatud madalast hapnikusisaldusest kudemise ajal (Wieland jt. 2000). Kui vähesed soolase vee sissevoolud Läänemerele on põhjustanud halokliini nihkumise sügavamale siis marja avamerre kudeja nagu tursk, marjaterad vajuvad sügavale halokliini kohale, kus hapniku sisaldus on madal, ja nad hukkuvad.

Soolsus mõjutab kalavastsete kasvu ka teistpidi, läbi energiakulu, mida kasutatakse osmootse rõhu reguleerimiseks (Fielder jt. 2005). Zhang jt. (2010) leidsid oma uuringus, et soolsus reguleerib otseselt vastsete marjast koorumist ja kasvukiirust. Soolsus mõjutab ka vastsete ujuvust, mis omakorda määrab vastsete jõudmist veepinnale ujupõie täitmiseks. Ujupõie mittetäitumine avaldab negatiivset mõju kasvule ja võib põhjustada skeleti deformatsioone kalavastsetel (Fielder jt. 2005).

Vee läbipaistvust on näidatud mõjutavat kalavastsete elutähtsaid funktsioone mitmeti. Näiteks vähenenud läbipaistvus mõjutab negatiivselt vastseid, kes toituvad visuaalselt saaki otsides (Arula jt. 2012). Mõõdukalt hägune vesi takistab kaugemale nägemist aga ei limiteeri lähedal asuvate objektide nägemist. Vastupidiselt läbipaistvuse negatiivsele mõjule võib halvenenud nähtavus mõjutada toitumist ka positiivselt. Kaks põhilist seletust toitumise intensiivistumisele häguses vees on: a) füüsilise efekti hüpotees, mis ütleb, et vee hägusus suurendab saagi kontrastsust tausta suhtes; b) motivatsiooni hüpotees, mis ütleb, et suurenenud hägusus põhjustab toitumise intensiivsuse kasvu, kuna häguses vees on väiksem risk ise saagiks langeda (Utne-Palm 2004).

Vastseid võib mõjutada ka tuul läbi turbulentsuse või vastsete transportimise pikkade vahemaade taha. Kato jt. (2008) leidsid, et kalavastsed ei suuda süüa tugeva tuule poolt tekitatud turbulentsuse tõttu perioodil, kui vastsed ujuvad väga vaevaliselt. Esineb ka optimaalne turbulentsuse tase, kus vastsed suudavad hästi süüa (Kato jt. 2008). Vastsete

kasvuks on vajalik minimaalne veemassi stabiilsus, kuna tugev tuul võib kanda laiali vastsete toiduobjektid ning vastsed võivad seetõttu nälgida (Bergeron 2000).

Liivi laht on tugevalt eutrofeerunud Läänemere ala (Ojaveer jt. 2011). Üheks eutrofeerumise tunnuseks loetakse suurenenud klorofüll- α sisaldust (Ferreira jt. 2011). Klorofüll- α mõjutab vee valgusrežiimi ja seeläbi kalavastsete kasvu, kuna enamuse vastseid toitub visuaalselt saaki otsides. Vastsed vajavad piisaval määral valgust, et toimuks esmane toitumine (Yoon jt. 2010). Laborikatsed on näidanud, et vastsed kasvavad heades valgustingimustes kiiremini võrrelduna halvenenud valgustingimustega (Puvanendran ja Brown 2002). Inimtekkelised muutused vee ökosüsteemi elukeskkonna valgusrežiimis, nagu eutrofeerumine võivad seega ohustada kalavastsetele sobivaid elupaikku. Üks tüüpiline näide vastsete elukoha muutusest on suurenenud vetikate kasv, mis toimub aeglaselt kasvavate alaliste võtmetähtsusega liikide arvelt (Engström-Öst jt. 2007).

Kalavastsete realiseerumist täiendiks, nende kasvukiirust ja suremust mõjutavaid tegureid kirjeldavad mitmed kontseptsioonid. Üheks olulisemaks ja kalandusteaduses enim tsiteeritud on Hjort'i (1914) kriitilise perioodi („*critical period*“) kontseptsioon, mis raamistas esmakordselt mõtte, et kalade järglaskond on suuresti määratud ellujäämisega varajastes elustaadiumites. Hiljem täiendas seda teooriat Cushing (1990), kelle kohaselt arvuka kalapõlvkonna teke on sobivas suuruses toiduobjektidega ajalis-ruumiline kattumine („*match-mismatch*“). Ta rõhutas eeskätt asjaolu, et vastsete arvukus ja neile sobivas suuruses piisaval hulgal saaki tagab arvuka järglaskonna kalavarule. Vastsete võime tabada saaki ja vältida kisklust suureneb individuaalse kasvu ja arenguga (Blaxter 1986). Toidu puudus välisele toitumisele ülemineku ajal võib viia pöördumatu punktini („*point of no return*“), kus nälginud ja nõrk kalavastne ei ole suuteline toituma isegi kui rohkelt toitu on taas piisavas koguses (Blaxter ja Hempel 1963). Kõrvalekalded vastsete arengus ja saagi olemasolus võivad põhjustada varieeruvust ellujäämise määras, kaasaarvatud aastate-vahelisi erinevusi (Cushing 1984; 1996).

Erinevused kalavastsete arvukuses võivad olla ka tingitud ookeani hoovuste varieeruvusest, mille järgi on nime saanud („*member-vagrant*“) hüpotees (Sinclair 1988). Arvatavalt selle tagajärjel kalavastsed hajuvad ning kanduvad ebasobivatesse toitumistingimustesse. Üks oluline ookeani füüsikaline protsess on episoodiline vertikaalne veesamba kihistumine, mis soodustab fütoplanktoni „õitsengut“. Stabiilse ookeani („*stable ocean*“) hüpotees väidab, et vertikaalselt kihistunud ja vähesel määral segunenud veesammas on oluline eeltingimus,

soodustamaks arvukat saakloomade hulka veekihi, mis omakorda soodustab vastsete ellujäämist (Lasker 1981).

Merekaladele on omane erakordselt suur suremus varajastel eluetappidel (Bailey ja Houde 1989). Sealjuures ei toimu suremus juhuslikult, vaid selektiivselt eelistades aeglasema kasvuga, väiksemaid ja nõrgemaid isendeid kasvukohordis. Valikuline suremus esineb eeskätt seetõttu, et kiiresti kasvavatel kaladel kulub vähem aega vastsestaadiumis arenemiseks, mil nende liikumiskiirus on väike ja kiskja eest põgenemine raskendatud. Houde (1987) ja Cushing (1990) nimetasid selle nähtuse tundliku perioodi kestvuse hüpoteesiks („*stage duration*“). Kiiresti kasvavad kalad on reeglina ka suurimad isendid kasvukohordis. Suurus annab neile eelise võrrelduna samavanuseliste väiksemate indiviididega. Miller jt. (1988) nimetasid selle „suurem on parem“ hüpoteesiks („*bigger-is-better*“). Kokkuvõtlikult moodustavad eelpool toodud teooriad kogumi hüpoteesidest, mis kirjeldavad kalavastsete kasvu ja suremuse seaduspärasusi („*growth-mortality*“) (Anderson 1988).

1.2. Kalavastsete erinevad elustrateegiad

Meres elavate kalavastsete suremus on suur ja reeglina kiiresti muutuv (McGurk 1986). Liigi tasemel seostub suremus kalavastse individuaalse kasvuga (Houde 1989). Nii kasv kui suremus sõltuvad kalavastse pikkusest, vanusest, või arengustaadiumist üldiselt, kuid kasvu ja suremuse vahelised suhete vormid on vähetuntud enamikel liikidel (Houde 1997). Suremus tavaliselt väheneb mõõtmete ja vanuse suurenemisega, kuid see muster võib muutuda sõltuvalt ajalis-ruumilisest kokkusattumisest saakloomade ja kiskjatega (Litvak ja Leggett 1992; Scharf jt. 2002). Kisklust loetakse oluliseks kalavastsete suremuse põhjuseks (Bailey ja Houde 1989), ja kindlasti mõjutab see kalade elustrateegiaid, sealhulgas kudemist, vastsete koorumist, kasvu ja toitumiskäitumist (Fiksen jt. 2007). Kalavastsete toitumise aktiivsus võib tõsta suremuse tõenäosust, kuna suurema mobiilsuse tõttu risk kiskjatega kohtuda sageneb. Samuti vähendab saagiotsing vastsete valveolekut ja varjumist kiskjate eest (Fuiman ja Magurran 1994; Lankford jt. 2001). Need lõivsuhted muutuvad varajaste elustaadiumite jooksul parallelselt vastsete somaatilise kasvuga, mis on seotud kala sensoorse ja aistingulise arengu ning liikuvuse paranemisega (Billerbeck jt. 2001). Siiski kalavastsete nälja talumine ei muutu palju vastsestaadiumi jooksul (Hunter ja Coyne 1982; Jordaan ja Brown 2003). Asjaolu, et kehamass võib suurendada sajakordselt vastsestaadiumi jooksul ilma et muutuks

võime nälga taluda, kinnitab taas, et kalavastsetele on toitumine ja individuaalsesse kasvu realiseerimine olulisem, kui näljale vastupidamine ja varjumine vältimaks hukkumist kiskluse läbi. Sellise lõivsuhte kohaselt väheneb hukkumine kiskluse läbi kala individuaalse kasvuga suurusesse, mistõttu on kalavastse esmane eesmärk toituda nii palju kui võimalik (McGurk 1986; Bailey ja Houde 1989). Liikide kasvupotentsiaal, mis on defineeritud kui maksimaalne kasvukiirus teatava kehasuuruse ja temperatuuri juures, kui toidu hulk ei ole piirav, on evolutsiooniliste lõivsuhte tulemus, kus äärmuslikel, s.t kõrgel ja madalal kasvukiirusel on erinevad riskid ja võimalused ellujäämiseks varieeruvates keskkonnatingimustes.

1.3. Mudila ökoloogia

Mudilad (*Pomatoschistus* spp.) on väikesed lühikese elutsükliga arvukalt levivad merekalad (Fonds 1973), mis moodustavad arvuka osa põhjakaladest. Eelistatult asustavad kõvema põhjakattega merealasi, mõnest meetrist kuni isegi üle 200 m sügavuseni. Meie vetes esineb praktiliselt kõikjal (Mikelsaar 1984). Nad on tavalised rannikumere kalaliigid, asustades Vahemerde ja levides Briti saartest Norra- ja Läänemereni (Hesthagen 1977).

Läänemeres on kaks arvukat *Pomatoschistus* spp. liiki: väike mudil (*Pomatoschistus minutus*) ja pisimudil (*Pomatoschistus microps*). Nad on hästi kohastunud riimvee tingimustele, olles valdavateks liikideks jõgede suudmealadel. Need kaks kalaliiki on välistunnustelt suuresti sarnased ja usaldusväärselt eristatavad vaid põrna pigmentatsiooni alusel elusmaterjalilt. Mudilad elavad enamasti ka sarnastes elukohtades ja nende toidubaas kattub. Mudila eluiga on 1-2 aastat ning sigimine toimub esimese eluaasta jooksul. Kudema siirdub mudil madalasse vette (Wiederholm 1987).

Väike mudila (*Pomatoschistus minutus*) kudemisaeg on aprillist augustini, Liivi lahes juulist septembrini (Ojaveer 2003). Mudilad on erinevalt räimest portsjonilised kudejad, mis tähendab, et nende ovaaris valmivad samaaegselt erinevas arengustaadiumis marjaterad, mis koetakse välja erinevatel aegadel (Fonds 1973). Mari koetakse isase poolt tehtud pesasse. Isane valvab ja aereerib marja 9 päeva, kuni 2,4-2,6 mm pikkuste vastsete koorumiseni. Kuni 1,7-1,8 cm pikkuseni elavad vastsed pelaagiliselt, misjärel lähevad üle põhjalähedasele eluviisile. Liivi lahes toituvad mudila vastsed peamiselt aerjalgsetest *Eurytemora hirundoides* ja aerjalaliste vähikvastsetest, aga ka keriloomadest, teistest zooplankteritest ja

nektobentosest. Väikese mudila pelaagilisi vastseid võib mõnel aastal esineda Liivi lahes märksa arvukamalt kui kevadräime vastseid (Tanasijtšuk ja Trauberg 1966).

Pisimudil (*Pomatoschistus microps*) on parvelise eluviisiga kala, kes elab madalates liivarandadega veekogudes (5-35 cm kuni 20 m sügavusel), ning talveks rändavad nad sügavamale. Meie vetes on neid Soome lahes kuni Prangli saareni, mujal sobivates kohtades esineb nähtavasti kõikjal, näiteks Ruhnu saare rannal madalvees massiliselt. Kudemisaeg (Kazanova 1953) on maikuus. Koeb südakarbi, rannakarbi ja teiste limuste kodadele ning isane isend valvab marja. Kooruv vastne on alla 3 mm pikk ja nende pelaagiline vastsestaadium lõpeb umbes 11-12 mm pikkuselt. Toiduvad nad väikestest bentose- ja planktoniorganismidest, peamiselt hulkharjasussidest, kirpvähkidest ja aerjalgsetest (Mikelsaar 1984). Suguküpsus saabub tõenäoliselt esimese eluaasta lõpul ning pärast kudemist kalad surevad (Kazanova 1953).

1.4. Räime ökoloogia

Räim (*Clupea harengus membras* L.) on läbi ajaloo olnud saakide ja tööstusliku tähtsuse poolest Läänemere olulisim tööstuskala ja ta on hästi kohastunud Läänemere muutuvate keskkonnatingimustega. Räim on pelaagilise eluviisiga kala, kelle koelmud paiknevad vähem kui rannikualadel madala soolsusega (3,4-6,6 ‰) piirkondades (Rannak 1954). Kudemine toimub umbes 2,4-18 kraadini ning optimaalseks peetakse 5-16 kraadi. Embrüonaalne areng kestab 1872,6 kraad-tundi, s.t varajastel kudejatel üle 8 ööpäeva, hilistel umbes 4 ööpäeva (Rannak 1954).

Kevadräime kudemisperiood kestab meie vetes aprilli teisest poolest juulini. Pärnu lahes on algab kudemine madalamal ja nihkub kevade arenedes sügavamale, 5 kuni 10 meetrini. Soome lahes aga peamiselt 12,5 (6-20) m sügavusel, rannast eemal (Rannak 1954).

Räime kudemiskoondised tulevad koelmutele lainetena, üksteisele järgnevate parvedena. Kudemisperioodi algul on parved suuremad ja püsivamad, hiljem väiksemad ja viibivad koelmutel lühemat aega. Tormiste ilmade ja tuule suuna pöördumise järel on räimeparvede vahe selgemini märgatav. Pikemaajalised ühesuunalised tuuled või tuulevaiksed ilmad mõjutavad räime koelmutele tulekule ebasoodsalt. Üldiselt soodustavad meretuuled räimeparvede kudemisrännet (Rannak 1988).

Räim koeb reeglina ajaliselt eraldatud kudemisrühmadena, mis peegeldub vastsete pikkuselises koosseisus. Unimodaalne pikkuseline koosseis on omane tavaliselt ainult juuni alguses. Hiljem ilmuvad nooremad ja lühemad räimevastsete generatsioonid püükidesse ning pikkuseline koosseis muutub polümodaalseks. Järelikult vastsete kasvukiiruse analüüsimisel ei ole korrektne võtta aluseks nende keskmist pikkust polümodaalses rühmas. Enamikel juhtudel vastsete keskmine pikkus ühes generatsioonis on lähedane keskmisele pikkusele modaalses rühmas (Raid 1986).

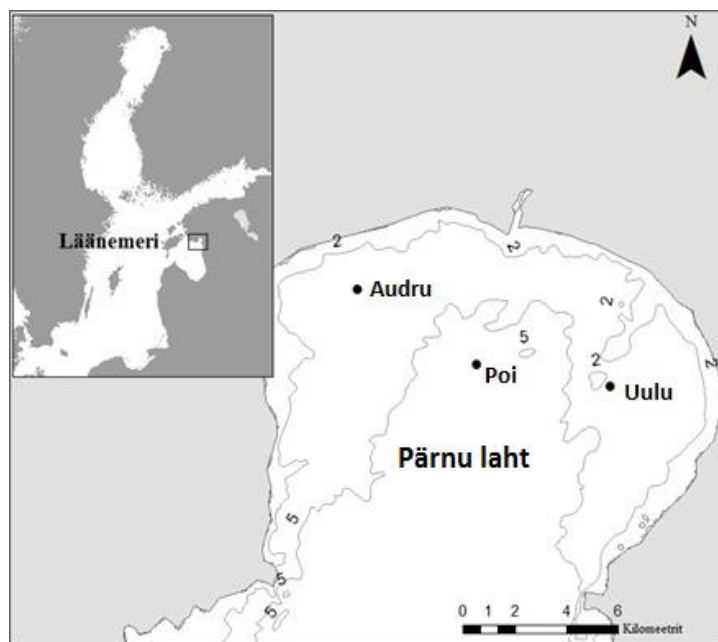
Eelvastse staadium algab marjaterast koorumisega ning lõpeb rebukoti resorbeerumisega. Raske rebukoti tõttu on eelvastsed algul väheliikuvad, viibides rohkem põhja lähedal. Meyer'i (1878) vaatluste kohaselt kaob rebukott 3-6 päeva jooksul sõltuvalt veetemperatuurist. Selle lühikese aja kestel toimuvad rebu arvelt (endogeenselt) toituva eelvastse arengus suured morfoloogilised ja füsioloogilised muudatused, mis võimaldavad üleminekut aktiivsele välisele (eksogeensele) toitumisele (Rannak 1988).

Räimevastsete aktiivse toitumisperioodi algul on põhitoiduks aerjalgsete vähikvastsed ning *Eurytemora hirundoides*'e ja *Acartia bifilosa* esimene, harvem ka teine kopepodiitne staadium. Räimevastsete kasvades energia vajadus suureneb, seepärast muutub ka toiduobjektide kvantitatiivne ja kvalitatiivne koosseis (Rannak 1988, Arula jt. 2012).

2. MATERJAL JA METOODIKA

2.4. Uurimispiirkonna iseloomustus

Pärnu laht on madal poolsuletud veekogu Läänemere kirdeosas (joonis 2), mille pindala on umbes 700 km² ja veemaht 2 km³. Maksimaalne sügavus lahe siseosas on 7,5 m (keskmine sügavus 5 m) ja välisosas 23 m. Tavaliselt Pärnu laht on kaetud jääga talveperioodil detsembrist aprillini. Suvel keskmine pinnavee temperatuur on olnud 22-23,8°C juulis ja augustis. Hüdroloogilised tingimused lahes olenevad meteoroloogilistest tingimustest, magevee juurdevoolust jõgede kaudu ja veevahetusest Liivi lahega. Jõed kannavad aastas Pärnu lahte keskmiselt 1,8 km³ magedat vett, kusjuures põhilise osa (umbes 1,6 km³) annab Pärnu jõgi. Lisaks Pärnu jõe kaudu tuleb tohtu hulk toitaineid, mis omakorda mõjutavad lahevee optilisi omadusi ja valguse neeldumist (Kotta jt. 2009). Veevahetus Liivi lahega sõltub peamiselt tuulte suunast ning tugevusest, maist juulini on veevahetus suurem ja ka veeseis Pärnu lahes kõrge, püsides sellisena kuni jää tekkimiseni.



Joonis 2. Pärnu lahe kaart koos kalavastsete, zooplanktoni ja hüdroloogiliste mõõtmiste jaamadega: Audru, Poi ja Uulu.

Kuna Liivi laht on madal, siis õhutemperatuuri muutused omavad otsest mõju nii pinna kui ka süvavee dünaamikale (Kotta jt. 2007). Hapnikurežiim Liivi lahes on suhteliselt hea veekogu madaluse ja tugeva vertikaalse segunemise tõttu. Enamikel piirkondades hapniku kontsentratsioonid on kõrgemad kui 5 ml/l. Soojal ajal on vesi üldiselt hästi segunenud pinnast põhjani (Kotta jt. 2009). Lahe väike sügavus tähendab, et veemasside liikumine

suuresti sõltub tugevate tuulte ja tormide suunast. Talvel vee liikumine ja segunemine sõltub jääkilbi olemasolust (Suursaar jt. 2003). Hoovused Pärnu lahes on nõrgad, nende keskmine kiirus on 4-11 cm/s ja on määratud peamiselt tuultega, kuid muutuvad sõltuvalt rannajoonest ja põhja topograafiast (Suursaar jt. 2002). Pinnavee soolsus, mis Pärnu lahes kõigub 3-6 ‰ piires, saavutab vee jäätumisel eralduvate soolade tõttu maksimumi jaanuari-veebruaris. Jäävabal hooajal soolsus on kõrgem põhjakihtides ja alumises pinnakihis. Siiski tänu lahe madalusele Liivi lahes puudub püsiv halokliin (Berzinsh 1995; Raudsepp 2001). Märtsis pinnavee soolsus väheneb, olles madalam aprillis, merejää sulamise tõttu. Sellel ajal suureneb ka lahte voolava jõevee maht. Maist juulini, mil veevahetus Liivi lahega on suurim, pinnavee soolsus tõuseb ning jääb seejärel kuni jää tekkeni enam-vähem keskmisele tasemele (Kotta jt. 2007). Samuti Pärnu laht on inimtegevuse poolt tugevasti mõjutatud (puhkealad, eutrofeerumine ja kalapüük) (Kotta jt. 2009).

2.2 Proovide kogumine ja analüüs

Proovid koguti Pärnu lahes asuvatest Poi, Audru ja Uulu jaamadest (joonis 1). Põhjendus jaamade valikul seisneb nende sobivuses proovide kogumiseks, mis baseerub kahel eeldusel: 1) seal asuvad räime- ja mudilavastsete elupaigad mis võimaldavad liikide kasvukohortide jälgimist merekeskkonnas; 2) elupaik peab olema varjatud tuultele ja hüdrodünaamiliselt väheaktiivne, mis tähendab et seal on nõrgad tuulepoolt tekitatud hoovused, mis ei põhjusta märkimisväärset kalavastsete hajumist, ja on võimalik järgida päevast kasvukohortide progresseerumist.

Proove koguti iga päeval valgel ajal, 1. juunist kuni 14. juunini 2011. aastal, kokku 42 proovi. Proovid võeti pinnalähedasest veekihiest Henseni traaliga, mille suuava diameeter on 80 cm, võrgu silma suurus 500 µm, traalava lõpus 180 µm. Traalimine kestis 10 minutit ja laeva kiirus traalimisel oli ca 2 sõlme. Traali sisu fikseeriti üheliitristesse klaaspurkidesse 4% merevee formaliinilahusesse edasiseks säilitamiseks ja laborianalüüsideks.

Laboris eemaldati vastsed muust mehhaanilisest ja bioloogilisest materjalist. Kalavastsed korjati proovidest välja ringvalgustusega luubi (Luxo) abil ning määrati liigi või kõrgema taksoni tasemeni. Hiljem proovid pildistati kasutades zooskannerit (Hydroptic ZooScan), mis tekitas ühe püügi kohta eraldi kausta, milles sisaldasid failid iga indiviidiga eraldi pildil. Edasisel laborianalüüsil mõõdeti eraldi piltidel olevad kalavastsed Las V3,8 tarkvaraga.

Vastsed mõõdeti ninamikust kuni kehamiku lõpuni ja pikkus anti 0,01 mm täpsusega. Võimalikke muutusi vastsete pikkuses tulenevalt fikseerimisest formaliinilahuses, ei arvestatud, kuna kirjanduse andmetel (Hay 1982) pikkuse vähenemine vastsetel fikseerimise tõttu ei ületa 2%.

Proovist mõõdeti kõik kalavastsed. Kui vastseid oli proovis rohkem kui 200, siis valiti juhuslikkuse alusel mõõtmiseks neist 200. Kokku mõõdeti 2116 mudila vastset, kus Poi jaamast oli 1189, Audrust 711 ja Uulust 216 vastset. Räime vastseid mõõdeti kokku 5511: Poi jaamast 1625, Audrust 1814 ja Uulust 2072. Iga isend mõõdeti kolmel korral ja tulemus keskmistati eesmärgiga saavutada minimaalne mõõteviga.

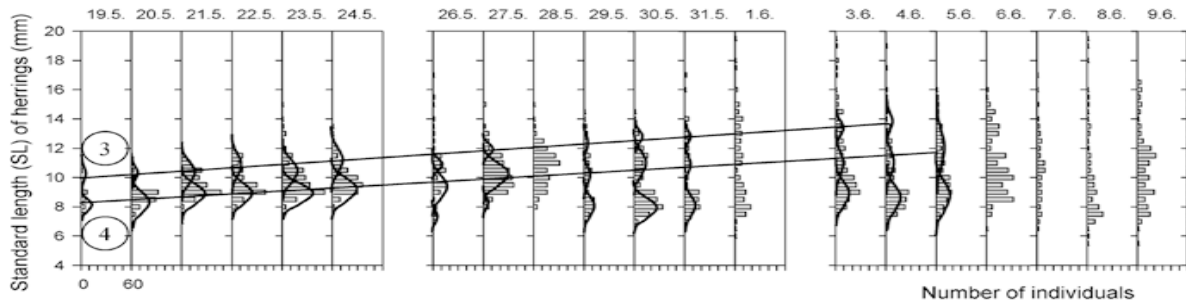
Paralleelselt proovide kogumisega mõõdeti keskkonnaparameetrid CTD SAIV mudel SD204 sondiga. Sondiga mõõdeti vee temperatuuri, hapnikusisaldust, hägusus, soolsus ja klorofüll a sisaldust vahetult samast kohast, kus kalavastseid traaliti. Sond sukeldati pinnast põhjani ning mõõtmisandmed fikseeriti kahe sekundilise intervalliga. Andmed tuule kiiruse ja suuna kohta proovide kogumise perioodil Pärnu lahel pärinevad Riigi Ilmateenistuse Pärnu mõõtmisjaamast.

Zooplanktoni andmed koguti samuti kõigist kolmest mõõtmisjaamast vertikaalsete tõmmetega põhjast pinnani Juday võrguga, mille suuava on 0,1 m², võrgusilma suurus 100 µm. Räime- ja mudilavastete toidubaasi iseloomustamiseks kaasati neid zooplanktoni liike, mida oli leitud varasemalt kalavastete sooltorudest (Arula jt. 2012). Nendeks liikideks olid räimel *Eurytemora affinis* (kopepodiitsed staadiumid I-V, vastsed (naupliused), täiskasvanud emased ja isased), lisaks mudila sooltorudest on leitud ka *Pleopis polyphemoides*, *Bosmina longispina* ja *Evadne nordmanni*.

2.3 Andmetöötlus

Andmetöötlus teostati Microsoft Exceli 2010 programmiga. Mudila- ja räimevastsed jaotati 1 mm täpsusega pikkusrühmadesse. Seejärel koostati iga päeva ja jaama kohta pikkus-sagedus histogrammid mõlema kalaliigi vastsete kohta (lisa 1, lisa 2) ning identifitseeriti kasvukohordi kõige arvukam pikkusrühm. Meetod, mida kasutati käesolevas töös, on rakendatud mitmetes teaduspublikatsioonides (Peltonen 1990; Hakala jt. 2003). Meetodi näitlikustamiseks oleme toonud publikatsioonist (Hakala jt. 2003) võetud graafiku (joonis 3). Kasvukohordi arvukaima

pikkusrühma muutust ajas jälgiti graafikutel järgmiselt; x-teljel räimevastete arvukus X-päeval, mil jälgitav kalavastsete kasvukohort oli kogutud, ning y-teljel on iga pikkusrühma standard pikkus (SL) millimeetrites.



Joonis 3. Näide kasvukohortide pikkus-sagedus jaotusest Hakala jt. (2003) andmete põhjal, kus x-teljel on kalavastsete arv (isendit) proovis püügipäeval ja y-teljel on vastsete standard pikkus (mm).

Kui ühe kohordi kõik tipu punktid olid kantud graafikule, siis neid punkte läbiva trendijoonel võrrand näitaski selle konkreetse kohordi kasvukiiruse (mm päevas). Arvutasime kalavastsete pikkuse suurenemise ehk kasvukiiruse iga kohordi kohta eraldi. Kohort oli määratav, kui oli võimalik jälgida arvukaima pikkusrühma progresseerumist vähemalt viiel järjestikusel päeval. Antud töös on toodud vaadeldud kalavastsete kohordilist kasvukiirust iseloomustav väärtus ja teatud pikkusvahemikus. Seega käsitleti kalavastsete kasvu lineaarsena generatsioonide e. kohortide kaupa. Enamikel juhtudel vastsete keskmine pikkus ühes generatsioonis on lähedane keskmisele pikkusele modaalses rühmas (Raid 1986).

Vastsete suremus nagu ka kasv, on määratud generatsioonide kaupa, s.t. et iga kohordi kohta on arvutatud hetkeline suremuse määr eraldi. Suremuse võrrand mida kasutati oli järgmine (Ricker 1975):

$$N_t / N_0 = e^{-Zt},$$

kus N_0 ja N_t on vastavalt vastsete arvukus generatsiooni modaalses rühmas t_0 ja t_t , Z – üldise suremuse hetkeline koefitsient, t – aeg ööpäevades (Raid 1986).

Selleks, et leida kohordi suremust, oli vaja kõigepealt valimi pikkus-sagedus konverteerida protsentideks, kasutades valemit:

$$(\text{vastsete arv pikkusrühmas} / \text{vastsete koguarv valimis}) * 100\%.$$

Seejärel saadud protsendid arvutati ümber vastsete koguarvu peale proovis korrutades vastsete koguarvuga proovis ning jagati 100%-ga:

$$(\text{pikkusrühma vastsete arvu protsent} * \text{vastsete koguarv proovis}) / 100\%.$$

Saadud tabelist valiti ainult kohordile(kohortidele) kuuluvad väärtused ning neile rakendati suremise koefitsiendi leidmiseks valemi ümbertöötatud kujul:

$$Z_t = [(\ln(N_t) - \ln(N_0))] / t.$$

Antud töös $t=1$, kuna suremuse arvutamise aluseks oli ühepäevane mõõtmise intervall.

Saadud väärtustest oli kõrvaldatud 0 ja suurem kui 2 väärtused. Kasvukohordi suremuse arvutamisse kaasati kasvukohorti kuuluvad suremuse väärtused ning töös on toodud need ühe päeva keskmisena, mis iseloomustab toodud ajavahemikus toimunud muutusi.

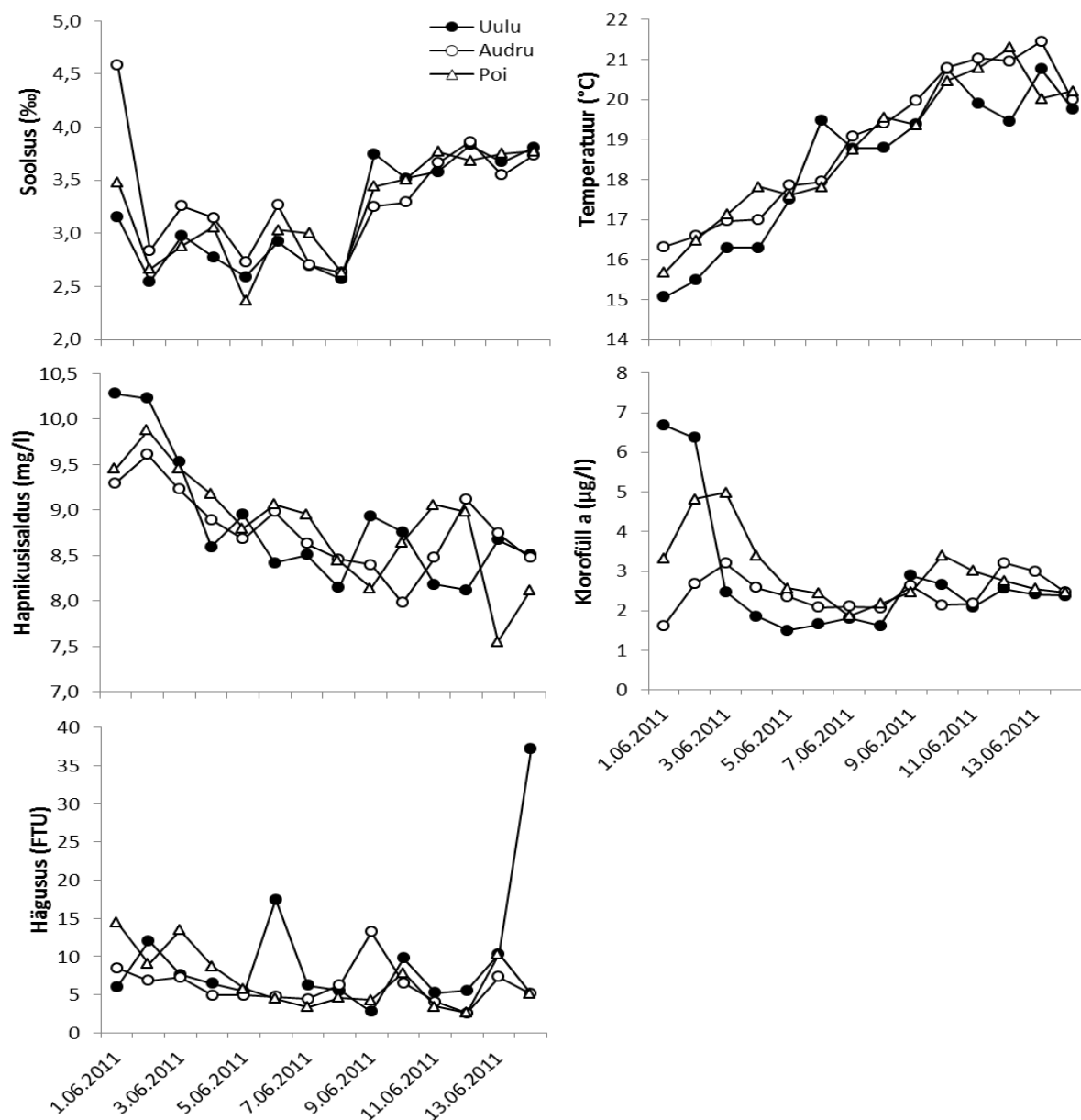
Andmetöötluses kasutati lineaarset regressiooni, et uurida räimevastse kasvukiiruse (G) ja hetkelise suremuse määra (Z) (sõltuvad muutujad) sõltuvust veetemperatuurist, kalavastsete tihedusest ja saakloomade arvukusest (sõltumatud faktorid). Veetemperatuuri puhul arvutati selle väärtus iga konkreetse kasvukohordi esinemise aja kohta. Saakloomade arvutamisel kasutati räimevastsete toidus domineeriva *E. affinis*'e erinevate arengustaadiumite summaarset arvukust ja kalavastsete arvukust iseloomustab mudila- ja räimevastsete keskmine arvukus kasvukohordi esinemise ajal. Kuna hapniku, klorofüll, soolsuse ja hägususe väärtused varieerusid kalavastsetele sobivas vahemikus, siis nende otsest mõju kalavastsete kasvule ja suremusele ei eeldatud ning esitasime töös nende dünaamika ja ei kasutanud neid sõltumatute faktoritena. Lineaarset regressiooni kasutati determinatsiooni koefitsiendi (R^2) väärtuste arvutamiseks, ja seost loeti statistiliselt usaldusväärseks kui $p < 0.05$.

3. TULEMUSED

3.1. Keskkonnaparameetrid ja zooplankton Pärnu lahes

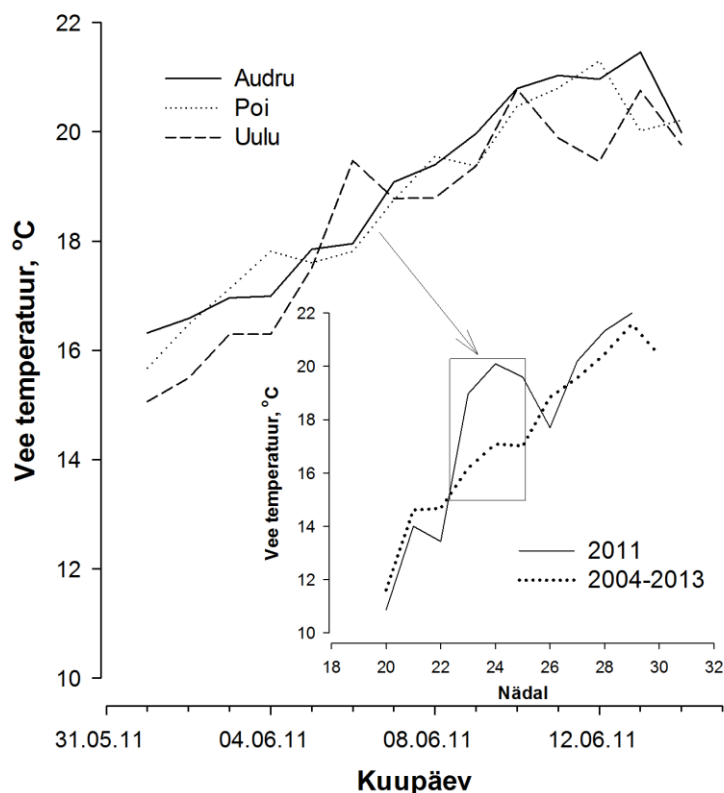
Kalavastsete püügiga paralleelselt mõõdeti nende vahetust elukeskkonnast seitset parameetrit: soolsus (‰), veetemperatuur (°C), hapniku sisaldus (mg/l), klorofüll a sisaldus (µg/l), vee hägusus (FTU) (joonis 3), tuule kiirus (m/s) ja suund (°) (joonis 4), mida mõõdeti ajavahemikus 1.-14.06.2011.

Soolsus varieerus kõigis kolmes uurimisjaamas vahemikus 2,4-4,6 ‰ ning keskmine oli 3,2 ‰. Kõige kõrgem oli soolsus esimesel mõõtmispäeval, ulatudes 4,6 ‰ ning langes järgnevatel päevadel järsult 2,7 ‰-ni. Järgnevatel päevadel kuni 8.juunini soolsuse väärtused kõikusid 2,4-3,3 ‰ piirides. Vee temperatuur muutus vahemikus 15,1-21,5 °C ning tõusis kõigis kolmes jaamas. Esimese kümne päeva jooksul oli temperatuuri tõus eri punktides sarnane 15,1 °C-st kuni 20,8 °C-ni, tehes hiljem tõuse ja languseid vaid Uulu jaamas. Kogu uuritava perioodi vältel kasvas temperatuur 5,1 °C võrra. Vee hapnikusisaldus varieerus vahemikus 8,0-10,3 mg/l, ja keskmine oli 8,8 mg/l. Üldjoontes hapnikusisaldus veesambas muutus erinevalt mõõtmispunktides ja oli langes vaatlusperioodi jooksul. Klorofüll a kontsentratsioon erines suurel määral mõõtmisperioodi alguses jaamade vahel. Esimesel mõõtmispäeval oli klorofüll a sisaldus vees 1,6 µg/l Audrus, 3,3 µg/l Poi jaamas ja 6,7 µg/l Uulus. Uuritava perioodi lõpus klorofüll a sisaldus muutus ühtlasemaks ja erisused jaamade vahel olid väiksemad. Vee hägusus varieerus uuritava perioodi vältel kõikides jaamades märgatavalt ühtlase trendita. Kõige suuremad hägususe muutused olid Uulu jaamas, kus see varieerus vahemikus 2,8-17,4 FTU ning suurim väärtus registreeriti 6. juunil. Viimasel proovivõtupäeval järsult suurenes hägusus 4-kordselt võrreldes eelmise päevaga kuni 37,2 FTU-ni, mis oli uurimisperioodi maksimumväärtus.



Joonis 4. Keskkonnaparametrite muutus Pärnu lahe kolmes erinevas mõõtmispunktis perioodil 1.-14.06.2011.

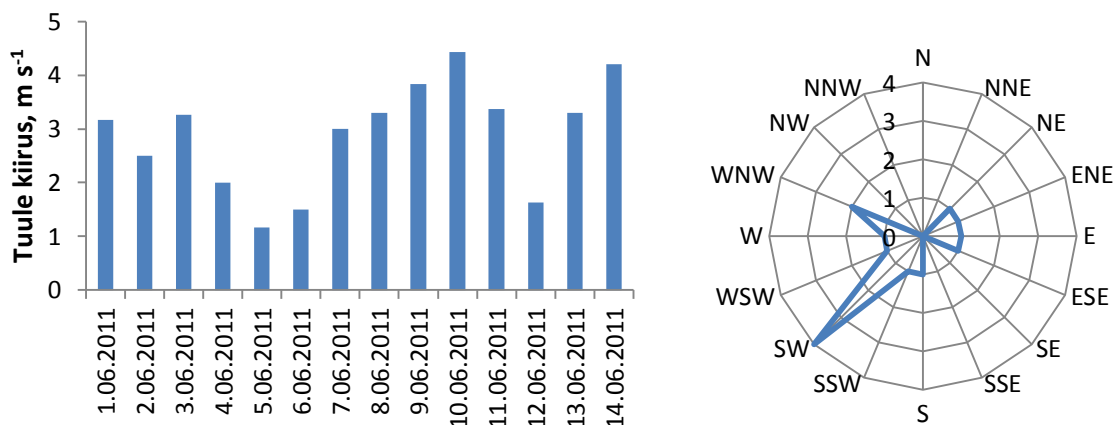
Kuna üks peamisi kalavastsetele kasvu ja suuremist nii otseselt ja kaudselt mõjutanud suurus – temperatuur – kasvas uurimisperioodi jooksul väga kiiresti ja oli erakordselt kõrge, toome allpool välja võrdluse samades mõõtmispunktides 2004-2013 mõõdetud veetemperatuuri väärtustega (joonis 5).



Joonis 5. Pärnu lahe kolmes kalavastsete kogumise punktis mõõdetud veetemperatuuri dünaamika 1-14.06.2011 võrdluses pikaajalise veetemperatuuri dünaamikaga (väike alapaneel). Andmed pärinevad TÜ Eesti mereinstituudi andmebaasist.

Võrreldes käesolevas töös mõõdetud veetemperatuure pikaajalisel skaalal mõõdetuga tuleb esile silmapaistev erinevus. Veetemperatuurid kasvavad sarnaselt kuni juuni alguseni (nädal 22), misjärel 2011. aastal mõõdetud veetemperatuur järgneva kahe nädala jooksul väga kiiresti tõuseb ja on kohati mitu kraadi kõrgem. Pärast 2011. aastal käsitletud perioodi lõppu langeb aga temperatuur taas ja ühtlustub pikaajalisel skaalal mõõdetuga.

Viimase keskkonnaparametrina vaadeldi tuule kiirust ja suunda (joonis 6). Tuule kiirus kõikus 1-6,8 m/s piires, keskmine kiirus oli 4,7 m/s. Tuule tugevus muutus uuritava perioodi jooksul ning üldiselt koguti proovid tuulevaiksetes oludes. Tuule suund oli samuti muutliku iseloomuga. Esimest kuus päeva puhusid peamiselt edela- ja läänetuuled, 7. juunil puhus lõunatuul, mis 9. juunil muutus ida- ja pärast kirdetuuleks. Viimased 3 päeva puhusid edela- ja loodetuuled.

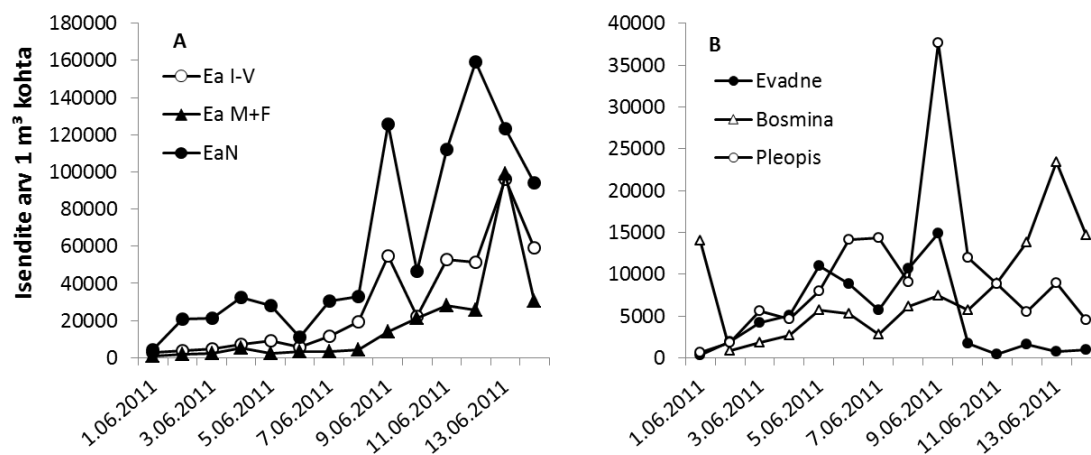


Joonis 6. Tuulekiirus (vasakul) ja tuulesuund (paremal) Pärnu lahe mõõtmisjaamades perioodil 1.-14.06.2011. Tuule suund on esitatud tähtedega, kus N-põhi, E-ida, S-lõuna, W-lääs.

Zooplanktonit käsitleti töös vastavalt kalavastsete toitumissuhetele ning seepärast on kirjeldatud aerjalgstest *E. affinis*'e ja vesikirbulistest *Bosmina longispina*, *Pleopis polyphemoides* ja *Evadne nordmanni* arvukuse dünaamika. Erinevate zooplanktoni liikide arvukus varieerus märkimisväärselt mõõtmisjaamade vahel. *E. affinis* (joonis 7a) I-V kopepodiidse staadiumi isendite arvukus proovides oli alguses väike 3000-9000 isendit m^{-3} , kuid alates 9. juunilt mitmekordistus kõikudes keskmiselt vahemikus 11700-96000 isendit m^{-3} . Kõige rohkem esines proovides I staadiumi isendeid, kõige vähem V staadiumi isendeid. Kõikide staadiumite arvukused suurenesid uurimisperioodi jooksul. *E. affinis* vastsete e. naupliuste arvukus oli väga muutliku iseloomuga Pärnu lahes. See zooplanktoni rühm osutus kõige arvukamaks. Jaamade keskmine arvukus tõusis 28300 isendini m^{-3} ja langes järkjärgult. Alates 7. juunist see suurenes mitmekordselt ja kõikus vahemikus 30700-160000 isendit m^{-3} uurimisperioodi lõpuni. *E. affinis* emaste ja isaste arvukus muutus vähe. Kuni 8. juunini oli arvukus madal kuni 5300 isendit m^{-3} . Seejärel järsult suurenes, jõudes maksimumini 98 900 isendit m^{-3} 13. juunil.

Mudilavastsete toidus olulise osa moodustava vesikirbuliste arvukuse dünaamika oli samuti varieeruv (joonis 7b). *Bosmina longispina* arvukus varieerus 14000 is. m^{-3} perioodi alguses, seejärel langes järsult 860 is. m^{-3} 2. juunil. Pärast arvukus tõusis 23360 is. m^{-3} . Kokkuvõttes muutus isendite arvukus vahemikus 860–23400 is. m^{-3} . *Pleopis polyphemoides* suurenes 630-st kuni 14400 is. m^{-3} ning alates 9. juunist tõusis järsult 37600 is. m^{-3} , millele järgnes langus. *Evadne nordmanni* arvukus oli võrreldes teiste liikidega suurem alguses ja madalam lõpus.

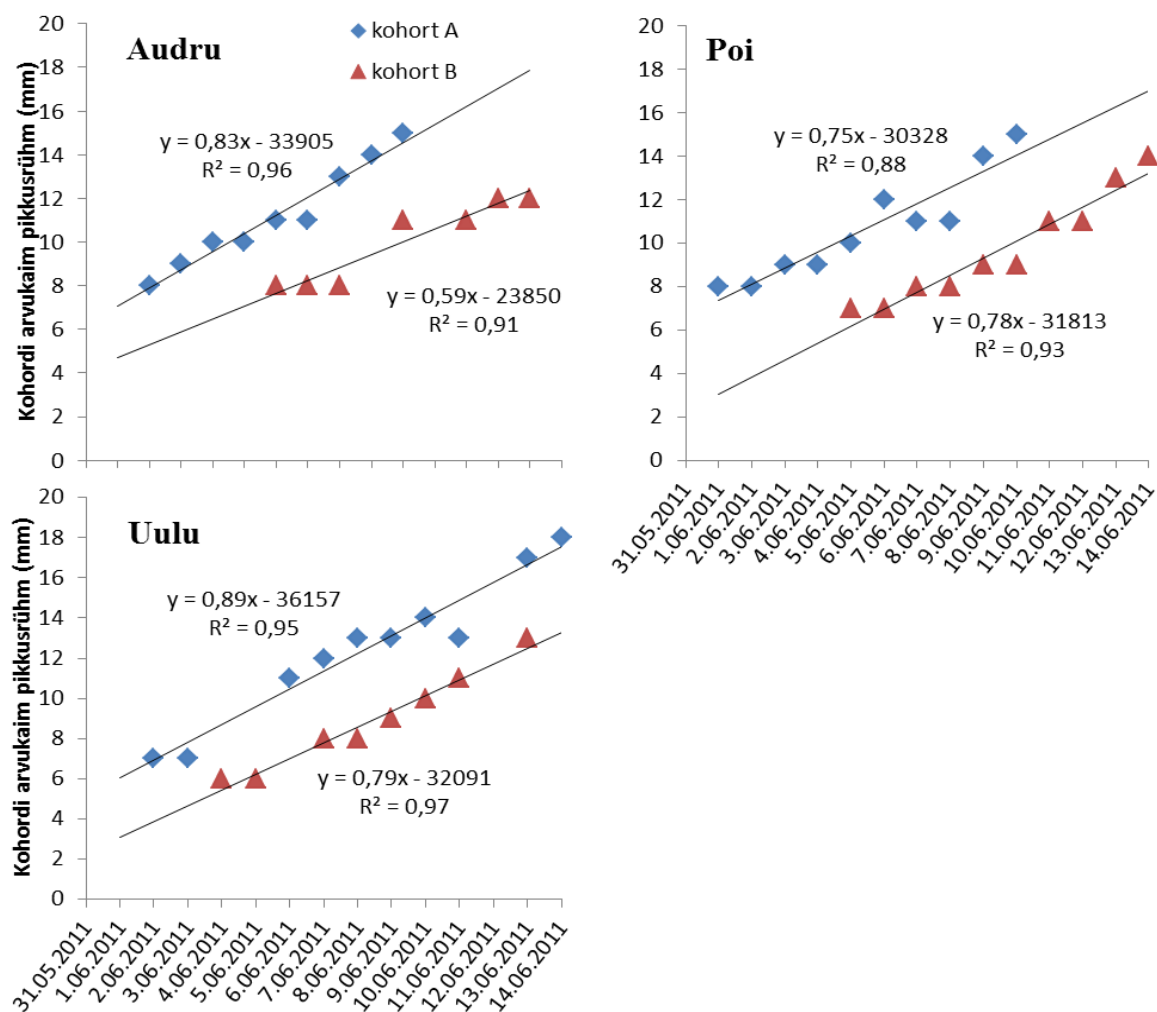
Alates 1. juunist kasvas liigi arvukus pidevalt ning 9. juunil jõudis maksimumini, 14800 isendit m^{-3} .



Joonis 7. Erinevate zooplanktoni liikide isendite arvukus kuupmeetris Pärnu lahes perioodil 1.-14.06.2011. Käsitletud liikideks olid a) *Eurytemora affinis* (kopepodiitsed staadiumid I-V (Ea I-V), vastsed (naupliused - Ea N), isased ja emased (Ea M+F), ning b) *Pleopis polyphemoides*, *Bosmina longispina* ja *Evadne nordmanni* liigid.

3.2. Räimevastsete kasvukiirus ja suremus.

Kalavastsete kasvu uuriti vastavalt analüüsimisel leitud kasvukohortidele. Kokku ilmnis 6 erinevat kasvukohorti kolmes erinevas punktis. Kasvukiirus arvutati kõikidele kohortidele eraldi (joonis 8; tabel 1). Räimevastsete kasvukiirused varieerusid nii erinevates punktides kui ka kohortides vahemikus 0,59 – 0,89 mm päevas. Audru punktis oli kohordis A kasvukiirus 0,83 mm päevas ($n=9$, $F=76.14$, $p<0.05$) ning kohordis B olid räimevastsete kõige aeglasema kasvuga 0,59 mm päevas ($n=7$, $F=49.56$, $p<0.05$). Poi jaamas osutus kohordi A kasvukiirus mõnevõrra väiksemaks ($n=10$, $F=74.15$, $p<0.05$) kui kohordi B vastsetel ($n=10$, $F=73.42$, $p<0.05$). Uulus leitud kohort A oli teistest kõige suurema kasvukiirusega ($n=10$, $F=69.51$, $p<0.05$) ning mõnevõrra suurem samas punktis leitud B kohordi kasvukiirustest ($n=8$, $F=58.35$, $p<0.05$).



Joonis 8. Räimevastsete lineaarsed kasvukiirused kolmes punktis Pärnu lahes.

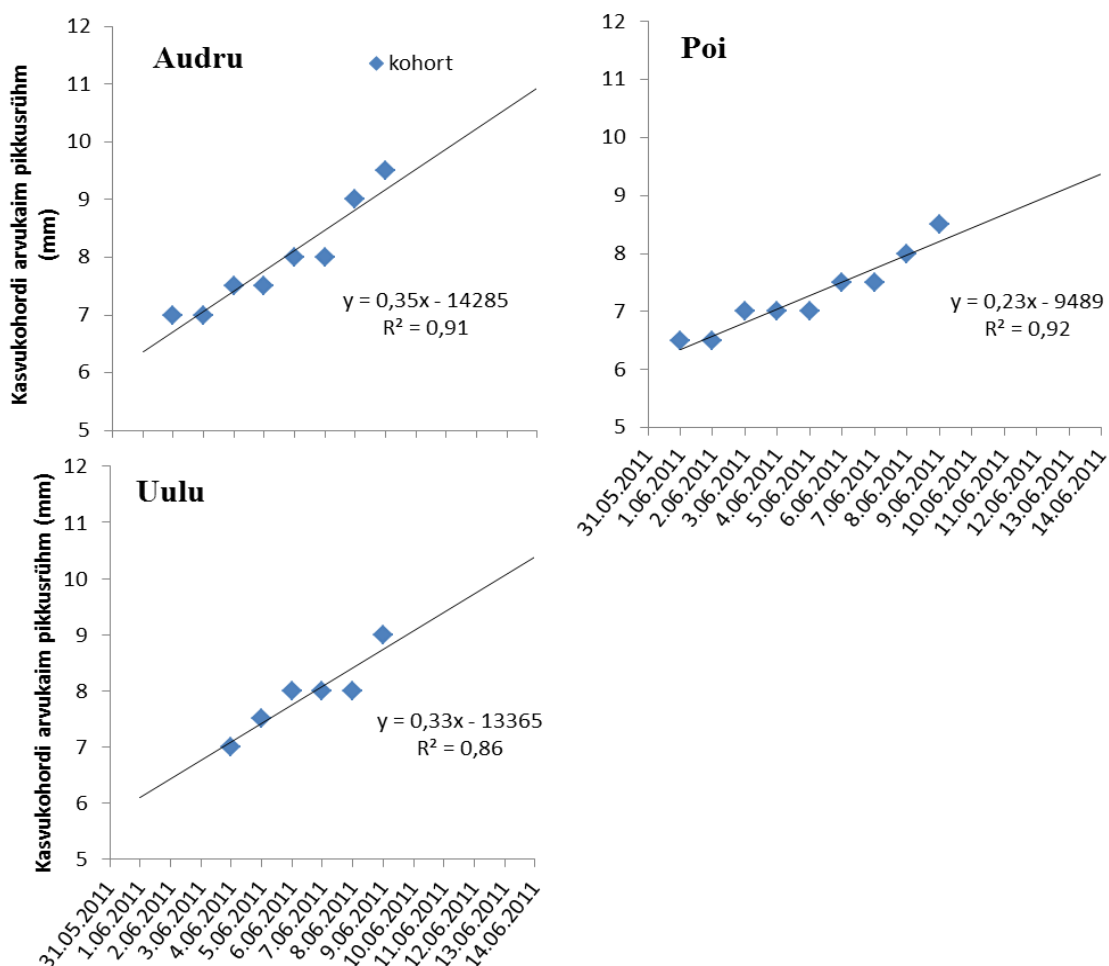
Räimevastsete suremuse määrad erinesid omavahel samuti (tabel 1). Ainult Audru kohordis B olid räimevastsete suremused võrreldes teiste punktidega tunduvalt väiksemad (0,69). Kõige suuremad suremused täheldati Audru kohordis A ja Uulu kohordis B (0,99 ja 1,03, vastavalt). Ülejäänud kohortide suremused jäid vahemikku 0,82-0,84.

Tabel 1. Räimevastsete kohortide kasvukiirused (G), suremused (Z) ja nende kestvus päevades Pärnu lahes 1.-14.06.2011.

Jaam	Kohort	G	Z	Kestvus (päevades)
Audru	A	0,83	0,99	9
	B	0,59	0,69	7
Poi	A	0,75	0,82	10
	B	0,78	0,84	10
Uulu	A	0,89	0,83	10
	B	0,79	1,03	8

3.3. Mudilavastsete kasvukiirus ja suremus.

Mudilavastsetel leiti üks kasvukohort igas mõõtmispunktis ning kui kasvukiiruseid võrrelda omavahel lineaarse regressiooni võrranditelt on näha et nad erinesid mõnevõrra jaamade vahel (joonis 9).



Joonis 9. Mudilavastsete arvukaima pikkusrühma muutus uurimisperioodi jooksul koos lineaarse kasvukiiruse joonega Pärnu lahe kolmes mõõtmispunktis juunis 2011.

Kõige aeglasemalt kasvavad mudilavastsete olid Poi jaamas, kus kasvukiirus oli 0,23 mm päevas ($n=9$, $F=79.15$, $p<0.05$). Uulu kohordi mudilavastsete kasvasid keskmiselt 0,33 mm päevas ($n=6$, $F=56.12$, $p<0.05$). Audru punktis loendatud vastsete kasvukiiruseks määrati 0,35 mm päevas, mis osutus kõige suuremaks mudilavastsetel ($n=8$, $F=57.69$, $p<0.05$).

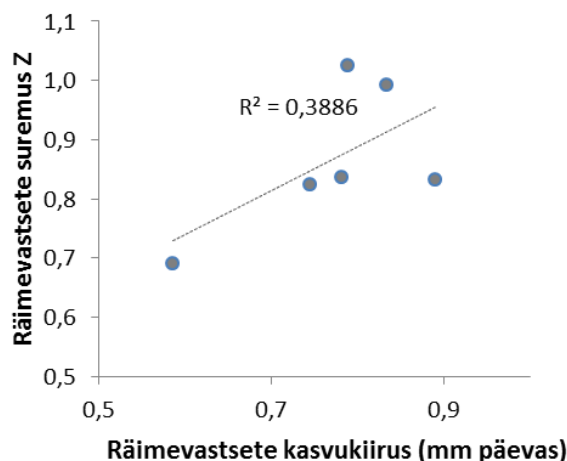
Mudilavastsete suremused olid võrdsed Audru ja Uulu jaamades (tabel 2). Samas Poi jaamas oli suremus poolteist korda väiksemaks võrreldes teiste jaamadega ning ei ületanud 0,49.

Tabel 2. Mudilavastsete kohortide kasvukiirused (G), suremused (Z) ja selle kestvus (päevades) Pärnu lahes juunis 2011.

Jaam	G	Z	Kestvus (päevades)
Audru	0,35	0,79	8
Poi	0,23	0,49	9
Uulu	0,33	0,79	6

3.4. Räimevastsete suremus sõltuvalt kasvukiirusest.

Nii räime- kui mudilavastsetel oli märgata suremuse suurenemist kõrgemate kasvukiiruse väärtuste juures, sealjuures räimevastsete kasvukiiruse suurenedes suurenes ka suremus ($n=6$, $F=2.43$, $p>0.05$, joonis 10). Kuna mudilavastsetel esines kõigest kolm erinevat kasvukohorti, siis ei saa mudilale sarnast dünaamikat välja tuua.



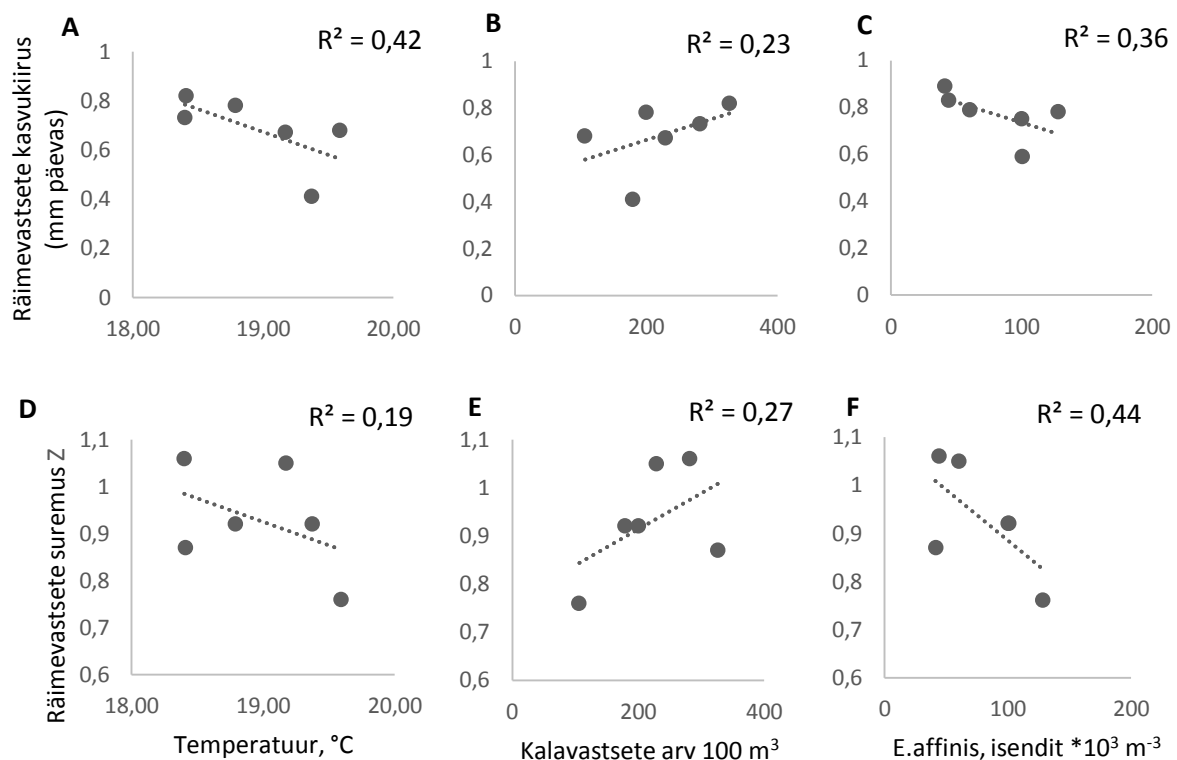
Joonis 10. Räimevastsete kasvukiiruse (G) ja suremuse (Z) vaheline seos.

3.5. Räimevastsete kasv ja suremus sõltuvalt keskkonnast

Analüüsidest räimevastsete kasvu ja suremust sõltuvalt saakloomade arvukusest, kalavastsete arvukusest ja temperatuurist ilmnemise statistiliselt ebaolulised seosed, kuna vaatluste arv oli väike (joonis 11). Suurema saakloomade arvukuse juures räimevastsete kasv langes ($n=6$, $F=2.27$, $p>0.05$, 11c), mis ei ole ootuspärane seos ning mis üldjoontes väljendus ka suhteliselt nõrgalt. Suurema kalavastsete arvu juures kasvukiirus suurenes ($n=6$, $F=2.15$, $p>0.05$, 11b). Tugevaim leitud seostest oli veetemperatuuriga mis mõjutas positiivselt, kuid statistiliselt

ebaoluliselt räimevastsete kasvukiirust ($n=6$, $F=2.70$, $p>0.05$, 7a). Seega tihedusest sõltuvat kasvukiiruse langust räimevastsetel ei esinenud, arvestades kiskja ja saakloomade arvukust vees, ning kõrge temperatuuri mõju vähendas kasvukiirust.

Samuti kui kasvukiiruste juures, võis täheldada ka suuremat mõjutavate faktorite uurimisel seoseid mis väljendusid statistiliselt ebaoluliselt. Suhteliselt hajuv punktily veetemperatuuri ja räimevastsete suremuse vahel osutab küll nõrgale suunatud muutusele, kuid on siiski statistiliselt ebaoluline ($n=6$, $F=0.96$, $p>0.05$, 11d). Räimevastsete saakloomade arvukus (11f) seostus statistiliselt ebaoluliselt ja negatiivselt suremusega, osutades suurema saakloomade kontsentratsiooni juures räimevastsete vähenemale suremusele ($n=6$, $F=1.71$, $p>0.05$). Suurema kalavastsete arvukuse juures räimevastsete suremus suurenes ($n=6$, $F=0.52$, $p>0.05$, 11e).



Joonis 11. Räimevastsete kasvukiirus (G) ja suremus (Z) sõltuvalt veetemperatuurist, kalavastsete- ja saakloomade arvukusest kasvukohortide esinemise ajal.

4. ARUTELU

Kalavastsetega seotud tööd on olnud kalandusuuringute keskmes seonduvalt kuidas neid ümbritsev elukeskkond mõjutab nende ellujäämist ja kujuneva kalavaru suurust (Hjort 1914). Teadmine, kuidas sobivas suuruses saaklooma olemasolu või puudumine mõjutab kalavastse ellujäämist (Cushing 1975), on ajendanud valdavat osa kalandusuuringutest. Kalavastsete ellujäämist looduses mõjutavad mitmed tegureid, mis on sageli omavahel seotud, ning mille mõju üksikult on seepärast keerukas uurida (Peck jt. 2012). Kui möödunud sajandil domineerisid välitöödel baseeruvad protsessi-uuringud, siis viimane kümnend on kaasa toonud indiviidi-põhise lähenemise, kus sageli keskendutakse isendi ökofüsioloogilistele taluvuslævedele (Peck jt. 2012; Llopiz jt. 2014). Laboritingimustes tehtud uuringud ensümaatilise aktiivsuse, kardiovaskulaarse tegevuse, metaboolsete protsesside või respiratsiooni võime kohta kalavastsetel aitavad mõista kalavastse reaktsiooni väliskeskkonnas toimunud muutustele (Pörtner ja Knust 2007).

Üks peamisi keskkonnategureid, mis mõjutab kalavastseid reguleerides nende metaboolset aktiivsust ja saakloomade produktsiooni, on temperatuur (Peck jt. 2012). Sageli on järeldatud, et kõrgem temperatuur soodustab kasvukiirust, kuna kalavastse ainevahetus intensiivistub ja ka eelistatud saaklooma liigid saavutavad siis oma sesoonse arvukuse haripunkti (Peck jt. 2012, Arula jt. 2014). Käesoleva töö tulemused näitavad, et temperatuuril võib olla ka negatiivne mõju kalavastsete kasvule, alates juba hetkest kui kalavastne koorub. Kuivõrd heeringlased on kõige laiemal leviku alal sugukond kalade hulgas, siis on ka tema lähisugulane - räim - Läänemeres kohastunud kudema väga varieeruvates temperatuuri tingimustes, 2 – 18 kraadini. Sealjuures nii madalas kui kõrgemas temperatuuri äärmuses koorunud vastsete hulgas on suremus oluliselt suurem (Ojaveer 1981). Käesolevas töös toodud tulemuste olulisus seisneb eeskätt selles, et nendest nähtub kuidas erakorselt kiiresti tõusva ja kõrgete väärtuste juures veetemperatuuris võivad räimevastsete kogeda tingimusi, mis ületavad nende kohastumusliku piiri ja mille mõju avaldub kahanevas kasvukiiruses. Samas on näidatud kalade kasvukiiruste kohta, et alates teatud temperatuuri läviväärtusest võivad need kahaneda (Pörtner ja Knust 2007; Neuheimer 2011). Kalavastsete kõigusoojasuse tõttu avaldub termiliste efektide mõju kineetilistele protsessidele raku tasandil, ning muutused selles, s.t. kas protsessid kiirenevad või aeglustuvad, sõltuvad konkreetse organismi termilisest nišist (Hutchinson 1957).

Termilisel muutlikkusel on oluline mõju kasvule ja ellujäämisele merekalade varajasel eluetapil (Houde 1989; Pepin 1991). Kuna kalavastsed kasvasid tõusva veetemperatuuri tingimustes, siis kasvukiiruse suurenemine võib olla saavutatud läbi kiirema ainevahetuse, mis jäi välitööde esimesel nädalal optimaalse temperatuuri vahemikku (Steinarsson ja Björnsson 1999). Teisest küljest, kasvukiiruse tõusuga kõrgematel temperatuuridel kaasneb ka suurenenud toidu tarbimine (Houde 1989), ning siinkohal muutub oluliseks piisava toidu kättesaadavus (Kiørboe jt. 1988; Arrhenius ja Hansson 1999). Kuivõrd sobivate saakloomade arvukus oli käesolevas töös võrdlemisi kõrge ja kasvas mitmekordselt uurimisperioodi jooksul siis ilmselt tihedusest sõltuvat kasvukiiruse kahanemist toidukonkurentsi läbi ei olnud. Vastupidiselt võib kalade kasv olla piiratud temperatuuriga, isegi kui toit pole limiteerivaks faktoriks (Kitchell jt. 1977). Seega, tingimustes, kus temperatuur on globaalselt kasvanud ning prognoositakse jätkuvat tõusu, võib see seada mitmete kalaliikide vastsestaadiumitele uue nn. pudelikaela.

Siiski peab silmas pidama, et mõõdetud kiire tõus veetemperatuuris juuni esimesel poolel 2011. aastal oli pigem anomaalia, kui võrrelda andmeid viimasel kümnendil mõõdetuga (TÜ Eesti Mereinstituut, 2013). See tähendab, et enamusel aastatel on räime embrüonaalsele ja – vastselisele arengule temperatuuri mõistes tagatud normaalsed arengutingimused, mis tähendab et veetemperatuurid tõusevad ühtlaselt ja on räime vastselise arengu ajal oluliselt madalamad (Ojaveer 1981). Lisaks kala arengule vastsestaadiumis mõjutab veetemperatuur ka suguküpse kala kudekäitumist (MacKenzie jt. 2007). Varajane soojalaine võib mõjuda kudevale kalale signaalina, et veetemperatuur on piisav koelmualadele rändamiseks, ning tavaliselt pikemale perioodile hajutatud kudumine koondus sel aastal lühemale perioodile. On tõenäone, et kudumine ja vastsete koorumine oli 2011. aastal koondunud mai teise poole, mil veetemperatuur erakordselt kiiresti tõusma hakkas. Seda kinnitab ka asjaolu et räimevastsete arvukaim esinemine välitööde perioodil maist augustini, leidis aset just juuni alguses (TÜ Eesti Mereinstituut, 2011). See omakorda tõi kaasa olukorra, kus ebasoodsatesse tingimustesse kooruvate vastsete hulgas oli erakordselt suur suremus nagu käesoleva töö tulemused ka kinnitasid. Lühikesel ajahetkel suurel hulgal koorunud räimevastsete ja suur suremus selles on ilmselt ka seletuseks, miks 2011. aastal räimevastsete arvukus Pärnu lahes viimaste kümnendite madalaim oli (TÜ Eesti Mereinstituut, 2011).

Kalavastsete kasvukiirustes esinesid mõningad erinevused Pärnu lahe kolme punkti vahel. Mudilavastsetel esines kolm kasvukohorti ja kasvukiirused varieerusid vahemikus 0,23-0,35

mm päevas. Räimevastsetel leiti kuus kohorti ning nende minimaalne ja maksimaalne kasvukiirus oli vastavalt 0,59 mm ja 0,89 mm päevas. Räimevastsete kasvukiirused olid suhteliselt suured kui võrrelda neid kirjandusest leitud väärtustega (Raid 1986; Peltonen 1990; Hakala jt. 2003). Samas oli ka veetemperatuur käesolevas töös märksa kõrgem võrrelduna eelnevalt tehtud töödega (lisa 3). Mudil on suhteliselt vähe uuritud liik ning andmed tema kasvukiiruste kohta kirjanduses puuduvad. Samas tuleb mainida, et käesolevas töös võib tegu olla nii väikese- kui pisimudilaga, seepärast peab silmas pidama et toodud tulemused on *Pomatoschistus* spp. kohta. Üldiselt on liikide kasvupotentsiaal defineeritud kui maksimaalne kasvukiirus teatava kehasuuruse ja temperatuuri juures, kui saaklooma kontsentratsioon on *ad libitum* (Folkvord jt. 2009).

Käesolevas töös olid kalavastsete päevase hetkesuremuse määrad mõlemal liigil väga suured, räimel 0,7-1,03 ja mudilal vahemikus 0,5-0,8. Suremuse põhjused kaladel varieeruvad märkimisväärselt ning üldjoontes võib neid jagada endogeense päritoluga ja välisteguritest tulenevateks. Endogeensed tegurid avalduvad juba varajases arengus kalavastsetel (Houde 2002), mõnikord koos muutustega füsioloogias või metamorfoosi käigus (Geffen jt. 2007). Varajastel eluetappidel on valdavamad väliskeskkonna tegurid, nagu temperatuur, soolsus või hapniku režiim, ka kisklus, nälgimine ja haigused (Houde 1987; 2002). Mõned neist teguritest on selgelt tihedusest sõltuvad. Andersoni (1988) järgi, liiga kõrge veetemperatuur ei soodusta arvuka järglaskonna teket, kuna suremus on vastsestaadiumis väga suur. Liikide tasemel on suremus tavaliselt korrelatsioonis kasvuga (Houde 1989), mis tähendab et suremus reeglina väheneb kalavastse kasvades ja vanuse suurenemisega, kuna suurematel isenditel on liikumisorganid arenenumad ja aitavad paremini saaki taga ajada ja kisklust vältida. Temperatuur soodustab suuremat somaatilist kasvu ainult teatud optimumi piirides ja kiiresti kasvavatel kalavastsetel on väiksem tõenäosus hukkuda kiskluse läbi, kuna siis on nende pelaagilise vastsejärgu kestvus lühem (O'Connor jt. 2007). Teisest küljest, kui temperatuur tõuseb veelgi ja lõpuks ületab liigi kohastumusliku optimumi, ületavad ainevahetusele tehtavad kulud saadava energia (Pepin 1991).

Temperatuur võib omada nii otsest efekti kasvukiirusele, reguleerides kasvu ja seedimisprotsesside intensiivsust, kui ka kaudset mõju läbi toidu kättesaadavuse ja kiskluse intensiivsuse (Pepin 1991; Hakala jt. 2003). Pärast üleminekut välitoitumisele mõjutab temperatuur märgatavalt kõiki aspekte kasvu füsioloogias ja reguleerib tasakaalu toitumisest saadud energia ja metaboolsete kadude vahel (Llopiz jt. 2014). Enamike liikide jaoks vähene

vee temperatuuri tõus optimumi piirides mõjub soodustavalt kasvule, kuna see toob rohkem energiat ensümaatiliste protsesside kiirendamiseks, mis omakorda soodustavad kiiremat kasvu (Fry 1971; Takasuka ja Aoki 2006). Samas laboriuuringud on kinnitanud, et temperatuur võib tõusta punktini, kus see muutub kahjulikuks kasvule, kuna südametöö ei suuda kaasa minna suurenenud füsioloogiliste ootustega ainevahetuses ja hapniku tarbimises (Pörtner ja Knust 2007; Wang ja Overgaard 2007). Murdepunktiks on nn. Pejus'e temperatuur, millest alates kala kasv aeglustub. Edasine, kriitilise punkti ületanud temperatuuri tõus võib põhjustada kasvu lõppemist, anaeroobset hingamist, valkude denaturatsiooni, püsivat ensüümide mitte aktiveerumist ja kuni lõpuks surmani välja (Wang ja Overgaard 2007). Temperatuur reguleerib kalade kasvukiirust ka kaudselt. Kiørboe jt. (1988) ning Gallego ja Heath (1994) pakkusid, et vastsete kasvukiirus võib olla limiteeritud toidu kättesaadavusega. Kiire veetemperatuuri tõus põhjustab zooplanktoni produktsiooni suurenemist, mis tagab paremad toitumistingimused vastsetele (Rudstam jt. 1992). Räimevastsete peamiste saakloomade, aerjalgsete vastsete arvukus, suurenes töös käsitletud perioodi keskel väga kiiresti, tagades sellega räimevastsele soodsa toitumiskeskkonna. Ka mudilavastsete saakloomade, vesikirbuliste arvukus kasvas mõnevõrra, kuid ei ulatunud siiski nii kõrgete väärtusteni, kui aerjalgsed.

Kalavastsete kasvukiiruse hindamiseks on võimalik kasutada erinevaid meetodeid. Üheks klassikaliseks meetodiks on vastsete kasvukiiruse määramine kohortanalüüsi abil (Peltonen 1990; Hakala jt. 2003), kus jälgitakse teatud aja vältel kalavastsete pikkus-sagedus histogrammide muutuseid alates eelvastsetest, kuni hetkeni mil liigi arvukus on esinduslik nn. kasvukohortidel. Viimastel aastakümnetel kasutatakse kalavastse otoliitidel põhinevaid mikro-juurdekasvu analüüse (Moksness ja Wespestad 1989), kus kala vanust päevades hinnatakse otoliidi juurdekasvudelt (Campana ja Moksness 1991; Johannessen jt. 2000). Otoliitidel baseeruv meetod on aga väga aeganõudev ning sageli ebakindel, tulenevalt otoliitidele ladestunud struktuuride kvaliteedist, mis on mõjutatud isendite ainevahetuse kiirusest erinevates keskkonnatingimustest (nt. Fey 2001). Käesoleva töö metoodiline lähenemine kinnitas, et suure sagedusega proovide kogumine võimaldab kalavastsete kasvukohorte tuvastada ja sealt kasvukiiruseid analüüsida. Hakala jt. (2003) töös selgus, et suure sagedusega proovide võtmine on peamiseks eelduseks kasvukohortide jälgimisel, sest sageli hästi jälgitavad kalavastsete kasvukohordid võivad mingi aja pärast püükidest kaduda, eriti kui proove on võetud ühe- või kahenädalase intervalliga (Peltonen 1990; Arrhenius ja Hansson 1999). Antud töös välitöödel baseeruvad andmed kinnitavad, et üksikutel päevadel ei

olnud võimalik kasvukohorte tuvastada, viidates kalavastsete „laigulisele“ levikumustrile või lihtsalt madalale arvukusele. Andmete puudulikkus proovides võib olla põhjustatud kasvsete aktiivse horisontaalse migratsiooni tõttu alates teatud pikkusest või veemassidega hajumisest (Munk jt. 1986; Kiørboe jt. 1988). Kuivõrd käesolev töö tehti tuulevaiksetes tingimustes ja Pärnu lahes puuduvad püsihoovused, ning kasvukohortide analüüsi kaasati isendid, kes ei ole suuteliselt vältima püüki sattumist ning on esinduslikud proovides, ei ole põhjust kahtlustada nende tegurite mõjust tulenevaid anomaaliaid.

KOKKUVÕTE

Kalade vastsestaadiumit peetakse kõige tundlikumaks eluetapiks, kuna kalavastne ei ole piisavalt arenenud, et vahetada elukeskkonda, vältida ajutisi ebasoodsaid olusid nagu näiteks kisklus või saakloomade ebapiisavus. Ebasoodsate olude kontseptsioon pani juba sajand tagasi aluse enamusele senini ilmunud kalavastsetele ja kalavaru suurust käsitlevatele uuringutele. Enamus neist on keskendunud tööstuskalade vastsestaadiumile ning kuidas ümbritsev elus- ja eluta keskkond mõjutavad nende ajalis-ruumilist kokkusattumist saakloomaga, toitumisökoloogiat, kasvukiirust ja suremust.

Käesolevas töös uuriti kahe arvuka merekala kasvukiirust ja suremust vastsestaadiumis riimveelises merekeskkonnas. Räime- ja mudilavastsed koguti igapäevaselt vahetult pärast kudemisperioodi kolmest erinevast punktist Pärnu lahes, 1.-14.06.2011. Kokku analüüsiti 2116 mudila- ja 5511 räimevastse kasvukiirust, tuvastades esialgselt nende kasvukohordid igapäevastelt pikkus-sagedus jaotustelt. Uurimisperioodi jooksul leiti 6 eraldi progresseeruvat räime- ja 3 mudila kasvukohorti.

Antud uurimisperioodi oluliseimat kalavastsete kasvukiirust ja suremust mõjutavat muutujat – veetemperatuuri – iseloomustas pikaajalisest keskmisest oluliselt kiirem kasv ja suuremad väärtused. Mõlema liigi vastsete kasvukiirus varieerus punktide vahel: räimevastsetel 0,59 - 0,89 mm päevas ning mudilal 0,23 - 0,35 mm päevas. Päevase hetkesuremuse määr oli räimel 0,69 - 1,03 ja mudilal 0,49 - 0,79. Veetemperatuur mõjutas kalavastsete kasvukiirus negatiivselt ning tõenäoliselt varjutas see teised ökoloogilised suhted mida töös analüüsiti (saaklooma arvukus ja toidukonkurents).

Antud töö tulemused on vastuolus seni arvatuga, et suurem kasvukiirus kalavastsetel vähendab suremust ja suurendab kujuneva kalapõlvkonna arvukust. Käesoleva töö tulemused kinnitavad, et sõltumata võrdlemisi suurest kasvukiirusest, hukkub enamus kalavastseid, kui temperatuur ületab liigi ökofüsioloogilise optimumi. See võib olla põhjustatud temperatuurist otseselt läbi individuaalse ökofüsioloogia (muutused ainevahetuse kiiruses, veest hapniku omastamises ja väärengute tekkes) kui ka kaudse mõjuga, kus toimuvad muutused kiskjate metaboolses aktiivsuses. Kuivõrd antud töös analüüsiti kasvukiirust ja suremust väga kõrgetel veetemperatuuridel, mis tõenäoliselt ületavad liigi kohastumusliku termilise optimumi, ei ole tulemused otseselt võrreldavad sarnaste tööde tulemustega, kus kasvu ja suremust analüüsiti oluliselt madalamate veetemperatuuride tingimustes.

SUMMARY

Factors affecting growth rates and instantaneous mortality of the early life history stages of fishes.

Larval stage of fish is considered the most sensitive life-history period, because their development will not enable to change the unfavorable environment, to prevent temporary adverse conditions such as predation or limited prey conditions. Already a century ago created match/mismatch concept led to numerous studies concentrating on the ecology of fish early life stages and its implications to fish stock. Most of them focused on larval stages of commercial fish species and how ambient biotic and abiotic environment affect their spatio-temporal overlap with prey, feeding ecology, growth rate and instantaneous mortality.

The present study focused on larval growth rate and instantaneous mortality of two most abundant marine fish species in the brackish water marine environment. Baltic herring and goby larvae were collected daily after spawning period from three distinct stations in the Pärnu Bay from 1 June to 14 June 2011. Altogether, 2116 goby and 5511 herring larvae were measured and growth rate was detected from daily length frequency distribution at larval growth cohorts. During the investigation period six distinctly progressive herring and three larval goby growth cohorts were identified.

The most important variable influencing larval fish growth rate and mortality in this study - water temperature – was characterized by remarkably faster increase compared to long-term average and displayed generally higher values. The growth rate of the both larval fish species varied between areas and was for herring larvae from 0.59 to 0.89 mm per day, and in goby larvae from 0.23 to 0.35 mm per day. Larval herring instantaneous mortality rate varied substantially from 0.69 to 1.03 and for goby larvae from 0.49 to 0.79. Larval herring growth rate decayed with the increase in water temperature and probably overshadowed other ecological relationships analyzed in this study (prey abundance and competition for food).

The results of current thesis are contrary to prevailing understanding that the higher growth rate of fish larvae reduces mortality rates and supports increase in the abundance of forming year-class. The results of this study suggest that, regardless of the relatively high growth rate, the majority of fish larvae will not survive when the temperature optimum will be exceeded. This may be caused by the temperature direct effect on individual ecophysiology (changes in

the enzymatic activity, metabolic rate, the oxygen uptake from the water and malformations), as well as an indirect effect of the changes taking place in the metabolic activity of predators. It should be mentioned that related studies focusing on growth rate and instantaneous mortality are made below thermal optimum so far, and thus cannot be directly compared with the outcome of the present study.

TÄNUAVALDUSED

Täna käesoleva magistr töö juhendamise eest Timo Arula't. Samuti soovin tänu avaldada teistele Tartu Ülikooli Mereinstituudi töötajatele, kes võimaldasid kasutada töös analüüsitud materjali.

KASUTATUD KIRJANDUS

- Anderson, J.T., 1988. A review of size dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 8, 55–66.
- Arrhenius, F., Hansson, S., 1999. Growth of Baltic Sea young-of-the-year herring *Clupea harengus* is resource limited. *Marine Ecology Progress Series* 191, 295–299.
- Arula, T., Kotta, J., Lankov, A., Simm, M., Pölme, S., 2012. Diet composition and feeding activity of larval spring-spawning herring: importance of environmental variability. *Journal of Sea Research* 68, 33–40.
- Arula, T., Gröger, J., Ojaveer, H., Simm, M., 2014. Shifts in the spring herring (*Clupea harengus membras*) larvae and related environment in the Eastern Baltic Sea over the past 50 years. *PLoS ONE* 9, e91304.
- Bailey, K.M., Houde, E.D., 1989. Predation on eggs and larvae of marine fishes and the recruitment problem. *Advances in Marine Biology* 25, 1–83.
- Baras, E., Raynaud, T., Slembrouck, J., Caruso, D., Cochet, C., Legendre, M., 2011. Interactions between temperature and size on the growth, size heterogeneity, mortality and cannibalism in cultured larvae and juveniles of the Asian catfish, *Pangasianodon hypophthalmus* (Sauvage). *Aquaculture Research* 42, 260–276.
- Bergeron, J.P., 2000. Effects of strong winds on the nutritional condition of anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) larvae in the Bay of Biscay, Northeast Atlantic, as inferred from an early field application of the DNA/C index. *ICES Journal of Marine Science* 57, 249–255.
- Berzinsh, V., 1995. Dynamics of hydrological parameters of the Gulf of Riga. In: Ojaveer E. (ed). *Ecosystem of the Gulf of Riga between 1920 and 1990*. Estonian Academy, pp. 8–31.
- Billerbeck, J.M., Lankford, T.E., Conover, D.O., 2001. Evolution of intrinsic growth and energy acquisition rates. I. Trade-offs with swimming performance in *Menidia menidia*. *Evolution*, 55, 1863–1872.
- Blaxter, J.H.S., 1986. Development of sense organs and behaviour of teleost larvae with special reference to feeding and predator avoidance. *Transactions of the American Fisheries Society* 115, 98–114.
- Blaxter, J.H.S., Hempel, G., 1963. The influence of egg size on herring larvae (*Clupea harengus* L.). *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 28, 211–240.

- Bochdansky, A.B., Grønkjær, P., Pepin, P., Leggett, W.C., 2008. Food limitation in fish: ontogenetic variation in feeding scope and its potential effect on survival. *Marine Ecology Progress Series* 367, 239-248.
- Brander, K.M., Dickson, R.R., Shepherd, J.G., 2001. Modeling the timing of plankton production and its effects on recruitment of cod (*Gadus morhus*). *ICES Journal of Marine Science* 58, 962-966.
- Brett, J.R., 1979. Environmental factors and growth. In: Hoar, W.S., Randall, D.J., Brett, J.R. (Eds.), *Fish Physiology* 8, 599–675.
- Brownell, C.L., 1980. Water quality requirements for first-feeding in marine fish larvae II. pH, oxygen, and carbon dioxide. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 44, 285–298.
- Busch, A., Jönsson, N., Lorenz, T., Suchau, A., Holst, A., 1996. Mortality in successive cohorts of young Baltic herring larvae. *Meeresbiol Beitr* 4, 17–31.
- Campana, S., Moksness, E., 1991. Accuracy and precision of age and hatch data estimates from otolith microstructure examination. *ICES Journal of Marine Science* 48, 303–316.
- Cushing, D.H., 1975. *Marine Ecology and Fisheries*. Cambridge University Press, p. 278.
- Cushing, D.H., 1984. The gadoid outburst in the North Sea. *Journal of Conseil International Exploration de la Mer* 41, 159–166.
- Cushing D.H., 1990. Plankton production and year-class strength in fish populations - an update of the match mismatch hypothesis. *Advances in Marine Biology* 26, 249–293.
- Cushing D.H., 1996. Towards a science of recruitment in fish populations In: O. Kinne (ed.) *Excellence in Ecology*, vol. 7.
- Dragesund, O., Nakken, O., 1971. Mortality of herring during the early stage in 1967. *Rapports et Proces-Verbaux des Reunions / Conseil Permanent International pour l'exploration de la Mer* 160, 142–146.
- Engström-Öst, J., Immonen, E., Candolin, U., Mattila, J., 2007. The indirect effects of eutrophication on habitat choice and survival of fish larvae in the Baltic Sea. *Marine Biology* 151, 393-400.
- Engström-Öst, J., Isaksson, I., 2006. Effects of macroalgal exudates and oxygen deficiency on survival and behaviour of fish larvae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 335, 227–234.
- Fey, D.P., 2001. Differences in temperature conditions and somatic growth rate of larval and early juvenile spring-spawned herring from the Vistula Lagoon, Baltic Sea, manifested in the otolith to fish size relationship. *Journal of Fish Biology* 58, 1257–1273.

- Ferreira, J.G., Andersen, J.H., Borja, A., Bricker, S.B., Camp, J., Silva, M.C., Garcés, E., Heiskanen, A.S., Humborg, C., Ignatiades, L., Lancelot, C., Menesguen, A., Teet, P., Hoepffner, N., Claussen, U., 2011. Overview of eutrophication indicators to assess environmental status within the European Marine Strategy Framework Directive. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 93, 117-131.
- Fielder, D.S., Bardsley, W.J., Allan, G.L., Pankhurst, P.M., 2005. The effects of salinity and temperature on growth and survival of Australian snapper, *Pagrus auratus* larvae. *Aquaculture* 250, 201-214.
- Fiksen, Ø., Jørgensen, C., Kristiansen, T., Vikebø, F., Huse, G., 2007. Linking behavioural ecology and oceanography: larval behaviour determines growth, mortality and dispersal. *Marine Ecology Progress Series* 347, 195-205.
- Folkvord, A., Høie, H., Johannessen, A., Solbakken, T., 2009. Effects of prey concentration, light regime, and parental origin on growth and survival of herring larvae under controlled experimental conditions. *ICES Journal of Marine Science* 66, 1702–1709.
- Fonds, M., 1973. Sand gobies in the Dutch Wadden sea (*Pomatoschistus*, *Gobiidae*, *Pisces*). *Netherlands Journal of Sea Research* 6, 417-478.
- Fry, F.E.J., 1971. The effect of environmental factors on the physiology of fish. In: *Fish Physiology*, Vol. 6, (ed.) W.S. Hoar and D. J. Randall. Academic Press, pp. 1–98.
- Fuiman, L.A., Magurran, A.E., 1994. Development of predator defences in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 4, 145-183.
- Gallego, A., Heath, M.R., 1994. The development of schooling behavior in Atlantic herring *Clupea harengus*. *Journal of Fish Biology* 45, 569–588.
- Geffen, A.J., van der Veer, H.W., Nash, R.D.M., 2007. The cost of metamorphosis in flatfishes. *Journal of Sea Research* 58, 35–45.
- Genner, M.J., Halliday, N.C., Simpson, S.D., Southward, A.J., Hawkins, S.J., Sims, D.W., 2010. Temperature-driven phenological changes within a marine larval fish assemblage. *Journal of Plankton Research* 32, 699-708.
- Hakala, T., Viitasalo, M., Rita, H., Aro, E., Flinkman, J., Vuorinen, I., 2003. Temporal and spatial variation in the growth rates of Baltic herring (*Clupea harengus membras* L.) larvae during summer. *Marine Biology* 142, 25-33.
- Hay, D.E., 1982. Fixation shrinkage of herring larvae: effects of salinity, formalin concentration and other factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 39, 1138-1143.

- Hesthagen, I.H., 1977. Migrations, breeding and growth in *Pomatoschistus minutus* (Pallas) (*Pisces, Gobiidae*) in Oslofjorden, Norway. *Sarsia* 63, 17-26.
- Hjort, J., 1914. Fluctuations in the Great Fisheries of Northern Europe. *Rapports et Proces-Verbaux des Reunions / Conseil Permanent International pour l'exploration de la Mer* 20, 1-228.
- Hollowed, A.B., Barange, M., Beamish, R.J., Brander, K., Cochrane, K., Drinkwater, K., Foreman, M.G.G., Hare, J.A., Holt, J., Ito, S., Kim, S., King, J.R., Loeng, H., MacKenzie, B.R., Mueter, F.J., Okey, T.A., Peck, M.A., Radchenko, V.I., Rice, J.C., Schirripa, M.J., Yatsu, A., Yamanaka, Y., 2013. Projected impacts of climate change on marine fish and fisheries. *ICES Journal of Marine Science* 70, 1023-1037.
- Houde, E.D., 1987. Fish early life dynamics and recruitment variability. *American Fisheries Society Symposium* 2, 17-29.
- Houde, E.D., 1989. Comparative growth, mortality and energetics of marine fish larvae: temperature and latitudinal effects. *Fishery Bulletin U.S.* 87, 471-495.
- Houde, E.D., 1997. Patterns and trends in larval-stage growth and mortality of teleost fish. *Journal of Fish Biology* 51(Suppl. A), 52-83.
- Houde, E.D., 2002. Mortality. *In: Fishery science. The unique contributions of early life stages.* L.A. Fuiman and R.G. Werner (eds.), pp. 64-87.
- Hunter, J.R., Coyne, K.M., 1982. The onset of schooling in northern anchovy larvae, *Engraulis mordax*. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations* 23, 246-251.
- Hutchinson, G., 1957. Concluding remarks. *Cold Harbour Symposia on Quantitative Biology* 22, 415-427.
- Jobling, M., 1997. Temperature and growth: Modulation of growth rate via temperature change. *Global Warming-Implications for Freshwater and Marine Fish.* Cambridge University Press, pp. 225-253.
- Johannessen, A., Blom, G., Folkvord, A., 2000. Differences in growth pattern between spring and autumn spawned herring (*Clupea harengus* L.) larvae. *Sarsia* 85, 461-466.
- Jordaan, A., Brown, J.A., 2003. The risk of running on empty: the influence of age on starvation and gut fullness in larval Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60, 1289-1298.
- Kato, Y., Takebe, T., Masuma, S., Kitagawa, T., Kimura, S., 2008. Turbulence effects on survival and feeding of Pacific blufin tuna *Thunnus orientalis* larvae, on the basis of a rearing experiment. *Fisheries Science* 74, 48-53.

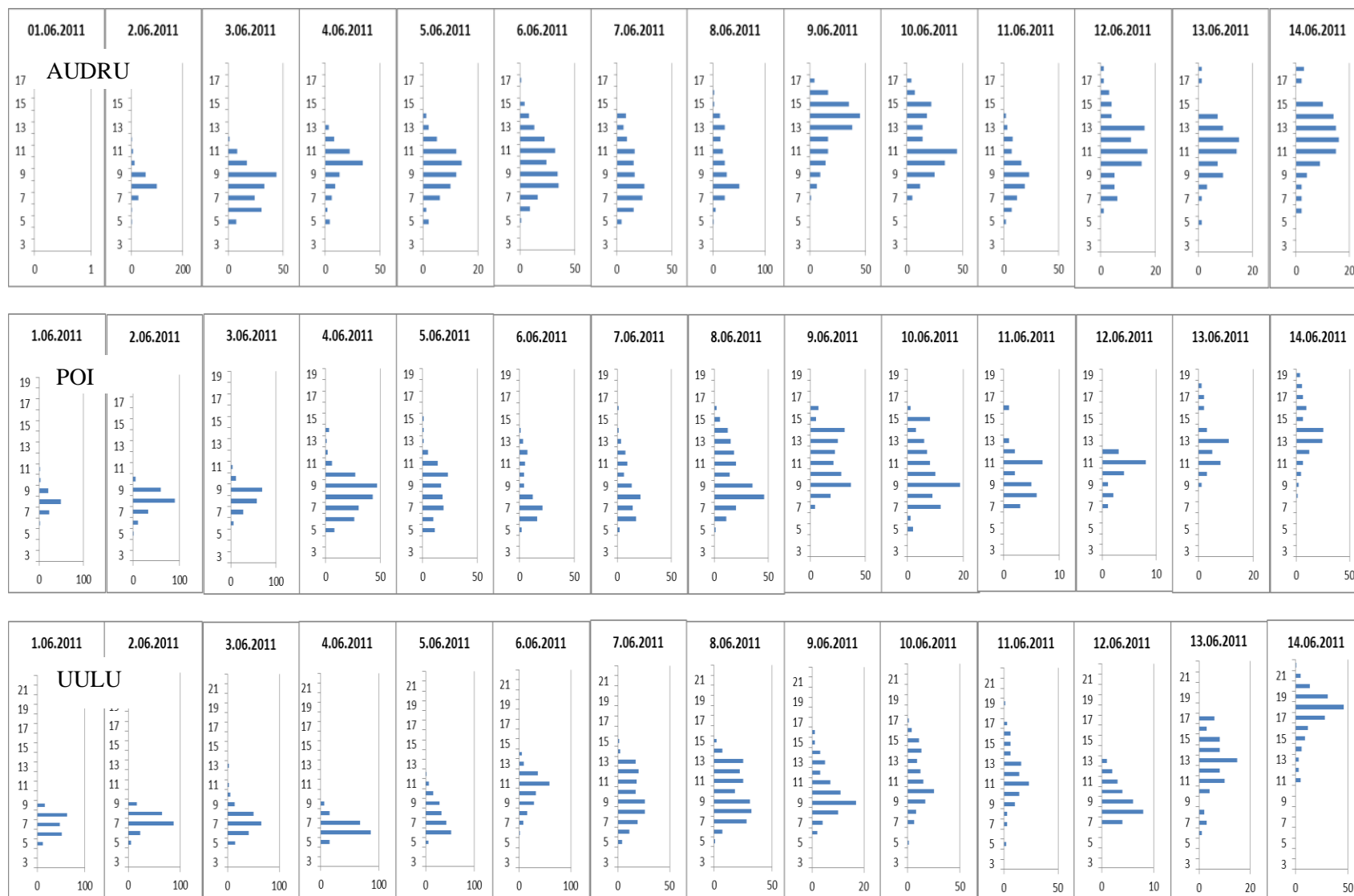
- Kazanova, I.I., 1953. Key to eggs and larvae of fishes of the Baltic Sea and its gulfs. Trudy VNIRO 26, 221- 265 (vene keeles).
- Kjørboe, T., Munk, P., Richardson, K., Christensen, V., Paulsen, H., 1988. Plankton dynamics and larval herring growth, drift and survival in a frontal area. Marine Ecology Progress Series 44, 205-219.
- Kitchell, J.F., Stewart, D.J., Weininger, D., 1977. Applications of a bioenergetics model to yellow perch (*Perca flavescens*) and walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*). Journal of the Fisheries Research Board of Canada 34, 1922–1935.
- Kotta, I., Kotta, J., Herkül, K., 2007. Seasonal changes in the population and life cycle of *Neomysis integer* in Pärnu Bay, northeastern Baltic Sea. Estonian Journal of Ecology 56, 312-325.
- Kotta, J., Kotta, I., Simm, M., Pollupuu, M., 2009. Separate and interactive effects of eutrophication and climate variables on the ecosystem elements of the Gulf of Riga. Estuarine and Coastal Marine Science 84, 509-518.
- Lankford, T.E., Billerbeck, J.M., Conover, D.O., 2001. Evolution of intrinsic growth and energy acquisition rates. II. Trade-offs with vulnerability to predation in *Menidia menidia*. Evolution 55, 1873-1881.
- Lasker, R., 1981. Factors contributing to variable recruitment of the northern anchovy (*Engraulis mordax*) in the California Current: contrasting years, 1975 through 1978. Rapports et Proces-Verbaux des Reunions / Conseil Permanent International pour l'exploration de la Mer 178, 375–388.
- Leggett, W.C., DeBlois, E., 1994. Recruitment in marine fishes — is it regulated by starvation and predation in the egg and larval stages. Netherlands Journal of Sea Research 32, 119–134.
- Litvak, M.K., Leggett, W.C., 1992. Age and size-selective predation on larval fishes: the bigger-is-better hypothesis revisited. Marine Ecology Progress Series 81, 13–24.
- Llopiz, J.K., Cowen, R.K., Hauff, M.J., Ji, R., Munday, P.L., Muhling, B.A., Peck, M.A., Richardson, D.E., Sogard, S., Sponaugle, S., 2014. Early life history and fisheries oceanography: New questions in a changing world. Oceanography 27, 26–41.
- McGurk, M.D., 1986. Natural mortality of marine pelagic fish eggs and larvae: Role of spatial patchiness. Marine Ecology Progress Series 34, 227-242.
- Meekan, M.G., Fortier, L., 1996. Selection for fast growth during the larval life of Atlantic cod *Gadus morhua* on the Scotian Shelf. Marine Ecology Progress Series 137, 25–37.
- Mikelsaar, N., 1984. Eesti NSV kalad, Tallinn „Valgus“.

- Meyer, H.A., 1878. Biologische Beobachtungen bei künstlicher Aufzucht des Herings der Westlichen Ostsee. Weigandt, Hempel and Parey, Berlin. Translation in: Reports of U.S. Commission of Fish and Fisheries 6, 629-638.
- Miller, T.J., Crowder, L.B., Rice, J.A., Marschall, E.A., 1988. Larval size and recruitment mechanisms in fishes - toward a conceptual-framework. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 45, 1657–1670.
- Moksness, E., Wespestad, V., 1989. Ageing and back-calculating growth rates of Pacific herring, *Clupea pallasii*, larvae by reading daily otolith increments. Fishery Bulletin U.S. 87, 509–518.
- Munk, P., Christensen, V., Paulsen, H., 1986. Studies of a larval herring path in the Buchan area. II. Growth, mortality and drift of larvae. Dana 6, 11-24.
- Neuheimer, A.B., Thresher, R.E., Lyle, J.M., Semmens, J.M., 2011. Tolerance limit for fish growth exceeded by warming waters. Nature Climate Change 1, 110-113.
- O'Connor, M.I., Piehler, M.F., Leech, D.M., Anton, A., Bruno, J.F., 2009. Warming and resource availability shift food web structure and metabolism. PLoS Biology 7, 6.
- O'Connor, M.I., Bruno, J.F., Gaines, S.D., Halpern, B.S., Lester, S.E., Kinlan, B.P., Weiss, J.M., 2007. Temperature control of larval dispersal and the implications for marine ecology, evolution, and conservation. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 104, 1266–1271.
- Ojaveer, E., 1981. Influence of temperature, salinity, and reproductive mixing of Baltic herring groups on its embryonal development. Rapports et Proces-Verbaux des Reunions / Conseil Permanent International pour l'exploration de la Mer 178, 409–415.
- Ojaveer, H., 2003. Sand goby (*Pomatoschistus minutus*), Common goby (*Pomatoschistus microps*). In: Fishes of Estonia (ed.) Ojaveer, E., Pihu, E., Saat, T. Estonian Academy Publishers, pp. 329 – 335.
- Ojaveer, E., Arula, T., Lankov, A., Shpilev, H., 2011. Impact of environmental deviations on the larval and year-class abundance in the spring spawning herring (*Clupea harengus membras* L.) of the Gulf of Riga (Baltic Sea) in 1947-2004. Fisheries Research, 107, 159-168.
- Oshima, M., Robert, D., Kurita, Y., Yoneda, M., Tominaga, O., Tomiyama, T., Yamashita, Y., Uehara, S., 2010. Do early growth dynamics explain recruitment success in Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* off the Pacific coast of northern Japan. Journal of Sea Research 64, 94-101.

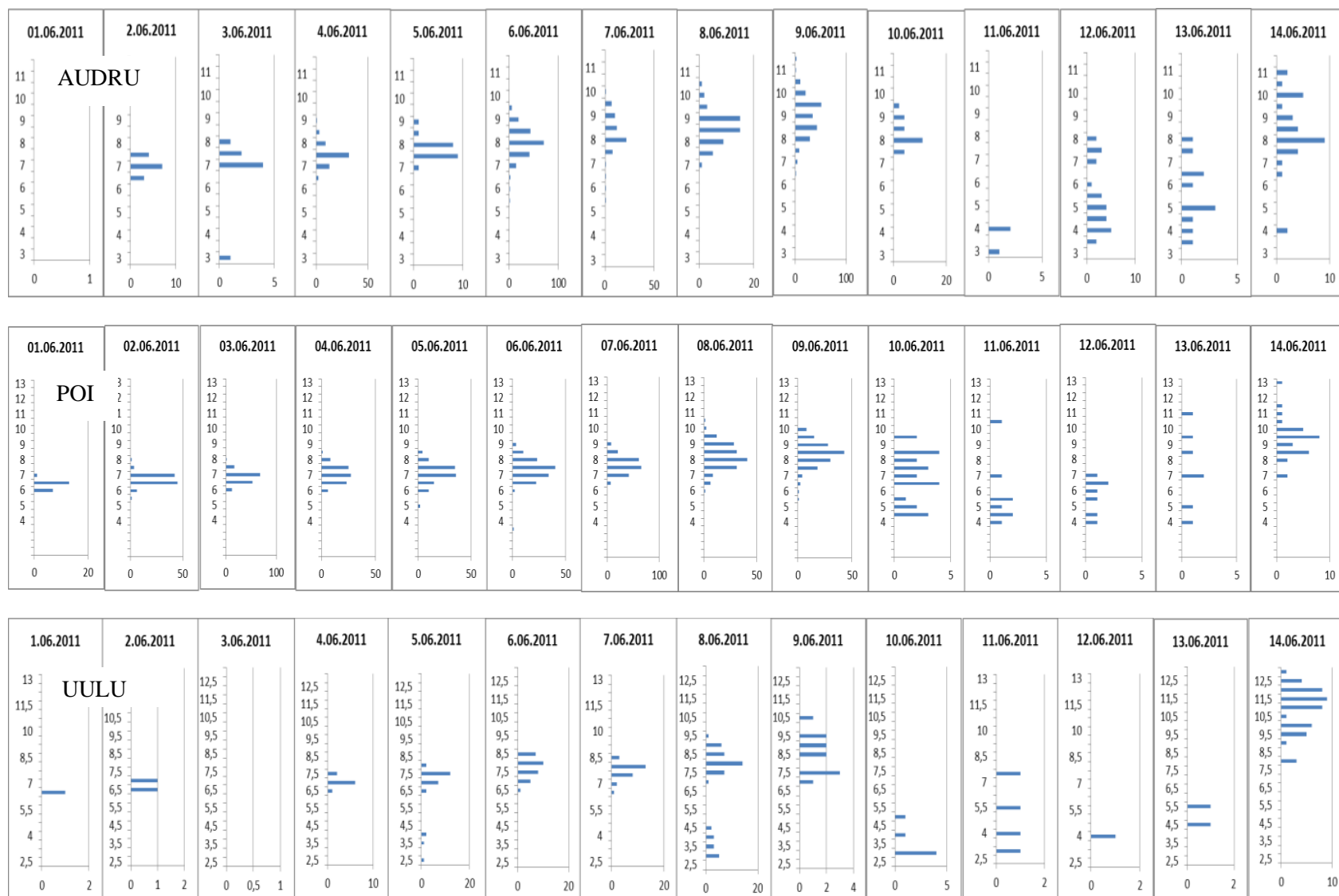
- Peck, M.A., Kanstinger, P., Holste, L., Martin, M. 2012. Thermal windows supporting survival of the earliest life stages of Baltic herring (*Clupea harengus*). ICES Journal of Marine Science 69, 529-536.
- Peltonen, H., 1990. Growth and mortality of Baltic herring (*Clupea harengus* L.) larvae in the Archipelago Sea estimated from length frequency data. Finnish Fisheries Research 11, 35-44.
- Pepin, P., 1991. Effect of temperature and size on development, mortality, and survival rates of the pelagic early life-history stages of marine fish. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 48, 503-518.
- Pörtner, H.O., Knust, R., 2007. Climate change affects marine fishes through the oxygen limitation of thermal tolerance. Science 315, 95-97.
- Pörtner, H.O., Peck, M.A., 2010. Climate change effects on fishes and fisheries: towards a cause-and-effect understanding. Journal of Fish Biology 77, 1745-1779.
- Puvanendran, V., Brown, J.A., 2002. Foraging, growth and survival of Atlantic cod larvae reared in different light intensities and photoperiods. Aquaculture 214, 131-151.
- Raid, T., 1986. Growth and mortality of Baltic herring, *Clupea harengus membras*, larvae. Voprosy Ikhtiologii 4, 639-645.
- Rannak, L., 1953. Eesti NSV vete räume kudemisalad, kudemine ja põlvkondade tugevuse hinnang. Trudõ VNIRO 26, 24-28 (vene keeles).
- Rannak, L., 1954. Otolith studies of southern North Sea herring. Journal du Conseil Permanent International l'Exploration de la Mer, vol. 26.
- Rannak, L., 1988. Rõim. Tallinn: „Valgus“, 128 lk.
- Raudsepp, U., 2001. Interannual and seasonal temperature and salinity variations in the Gulf of Riga and corresponding saline water inflow from the Baltic Proper. Nordic Hydrology 32, 135-160.
- Ricker, W.E., 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 191, p. 382.
- Rudstam, L.G., Hansson, S., Johansson, S., Larsson, U., 1992. Dynamics of planktivory in a coastal area of the northern Baltic Sea. Marine Ecology Progress Series 80, 159-173.
- Scharf, F.S., Bucke, J.A., Juanes, F., 2002. Size-dependent vulnerability of juvenile bay anchovy *Anchoa mitchilli* to bluefish predation: does large body size always provide a refuge? Marine Ecology Progress Series 233, 241-252.
- Sinclair, M., 1988. Marine Populations, An Essay on Population Regulation and Speciation. Washington Sea Grant, Seattle.

- Somarakis, S., Drakopoulos, P., Filippou, V., 2002. Distribution and abundance of larval fish in the northern Aegean Sea - eastern Mediterranean in relation to early summer oceanographic conditions. *Journal of Plankton Research* 24, 339-358.
- Steinarsson, A., Björnsson, B., 1999. The effects of temperature and size on growth and mortality of cod larvae. *Journal of Fish Biology* 55 (Suppl.1), 100-109.
- Suursaar, Ü., Kullas, T., Otsmann, M., 2002. Flow modelling in the Pärnu Bay and the Kihnu Strait. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences and Engineering* 3, 189–203.
- Suursaar, Ü., Kullas, T., Otsmann, M., Kõuts, T., 2003. Extreme sea level events in the coastal waters of western Estonia. *Journal of Sea Research* 49, 295-303.
- Takasuka, A., Aoki, I., 2006. Environmental determinants of growth rates for larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in different waters. *Fisheries Oceanography* 15, 139–149.
- Tanasijchuk, V.S., Trauberg, E.T., 1966. On the relationships between the larvae of *Pomatoschistus minutus* Pallas and *Clupea harengus membras* L in the Gulf of Riga. *Voprosy Ikhtiologii* 6, 392-397.
- TÜ Eesti Mereinstituut, 2011. Rahvusliku kalanduse andmekogumise programmi täitmine 2011-2012 (Liivi lahe kalavastsete osa). 44 lk.
- TÜ Eesti Mereinstituut, 2013. Pärnu- ja Liivi lahe kirdeosa tööstuskalade noorjärede uuring 2013 (lõpparuanne 2013).
- Utne-Palm, A.C., 2004. Effects of larvae ontogeny, turbidity, and turbulence on prey attack rate and swimming activity of Atlantic herring larvae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 310, 147-161.
- Wang, T., Overgaard, J., 2007. The heartbreak of adapting to global warming. *Science* 315, 49-50.
- Wiederholm, A., 1987. Distribution of *Pomatoschistus minutus* and *Pomatoschistus microps* in the Bothnian Sea: importance of salinity and temperature. *Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica* 63, 56 - 62.
- Wieland, K., Jarre-Teichmann, A., Horbowa, K., 2000. Changes in the timing of spawning of Baltic cod: possible causes and implications for recruitment. *ICES Journal of Marine Science* 57, 452–464.
- Yoon, H.S., Hwang, J.H., Choi, S.D., 2010. Effects of light intensity on first feeding of the chub mackerel *Scomber japonicus* larvae. *Animal Cell and Systems* 14, 125-128.
- Zhang, G., Shi, Y., Zhu, Y., Liu, J., Zang, W., 2010. Effects of salinity on embryos and larvae of tawny puffer *Takifugu flavidus*. *Aquaculture*, 302, 71-75.

LISA 1. Räimevastsete kohortide väljajoonistamine vastsete pikkus-sagedus andmete järgi mõõtmisjaamades Pärnu lahes juunis 2011.



LISA 2. Mudilavastsete kohortide väljajoonistamine vastsete pikkus-sagedus andmete järgi mõõtmisjaamades Pärnu lahes juunis 2011.



LISA 3. Koondtabel räime- ja heeringavastsete kasvukiirustega erinevatest kirjandusallikatest.

Nr.	G (mm päev ⁻¹)	T (°C)	Kala populatsioon	Kirjanduse allikas
1.	0.14		Põhjameri	Munk et al., 1986
2.	0.17	8	Põhjameri (Downs)	Hempel, 1960
3.	0.13-0.26	4.8-11.2	Läänemere lääneosa räim	Weber, 1971
4.	0.16-0.28	6-11.5	Põhjameri ja Läänemeri	Brandhorst, 1956
5.	0.17	8	Sotimaa lääneosa	Checkley, 1984
6.	0.17-0.26		Põhjameri	Munk et al., 1986
7.	0.18		Läänemere kevadräim	Halling, 1978
8.	0.18-0.52		Läänemere põhjaosa	Hakala et al., 2003
9.	0.18-0.43	10-16	Blackwater Estuary, Essex	Henderson et al., 1984
10.	0.22	6	Atlandi ookeani lääneosa	Campana and Moksness, 1991
11.	0.20-0.38		Põhjameri heeringas	Moksness, 1992a
12.	0.24-0.41		Norra mere heeringas	Moksness and Fossum, 1992
13.	0.23-0.64		Läänemere kevadräim	Peltonen, 1990
14.	0.33	8-10	Clyde	Geffen, 1986
15.	0.33		Põhjameri	Dragesund and Nakken, 1971
16.	0.36-0.41		Vaikne ookean	McGurk, 1987
17.	0.37		Läänemere põhjaosa	Arrhenius and Hansson, 1996
18.	0.45-0.58		Läänemere lõunaosa	Fey, 2001
19.	0.50-0.57	6-22	Läänemere lõunaosa	Margonski, 2000
20.	0.1-0.69	8-18	Liivi lahe kevadräim	Raid, 1986
21.	0.21-0.71	4-18	Läänemere lääneosa kevadräim	Christiansen, 2011
22.	0.59-0.89	15-21	Liivi lahe kevadräim	Käesolev töö

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Anna Amelkina,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose
„Kalade varajaste elustaadiumite kasvukiirused ja suremused ning seda mõjutavad tegurid“,

mille juhendaja on Timo Arula,

1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, 25.05.2015